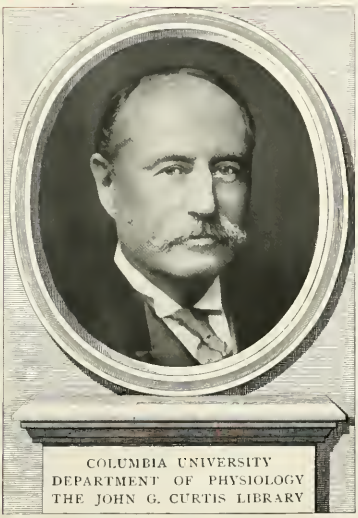
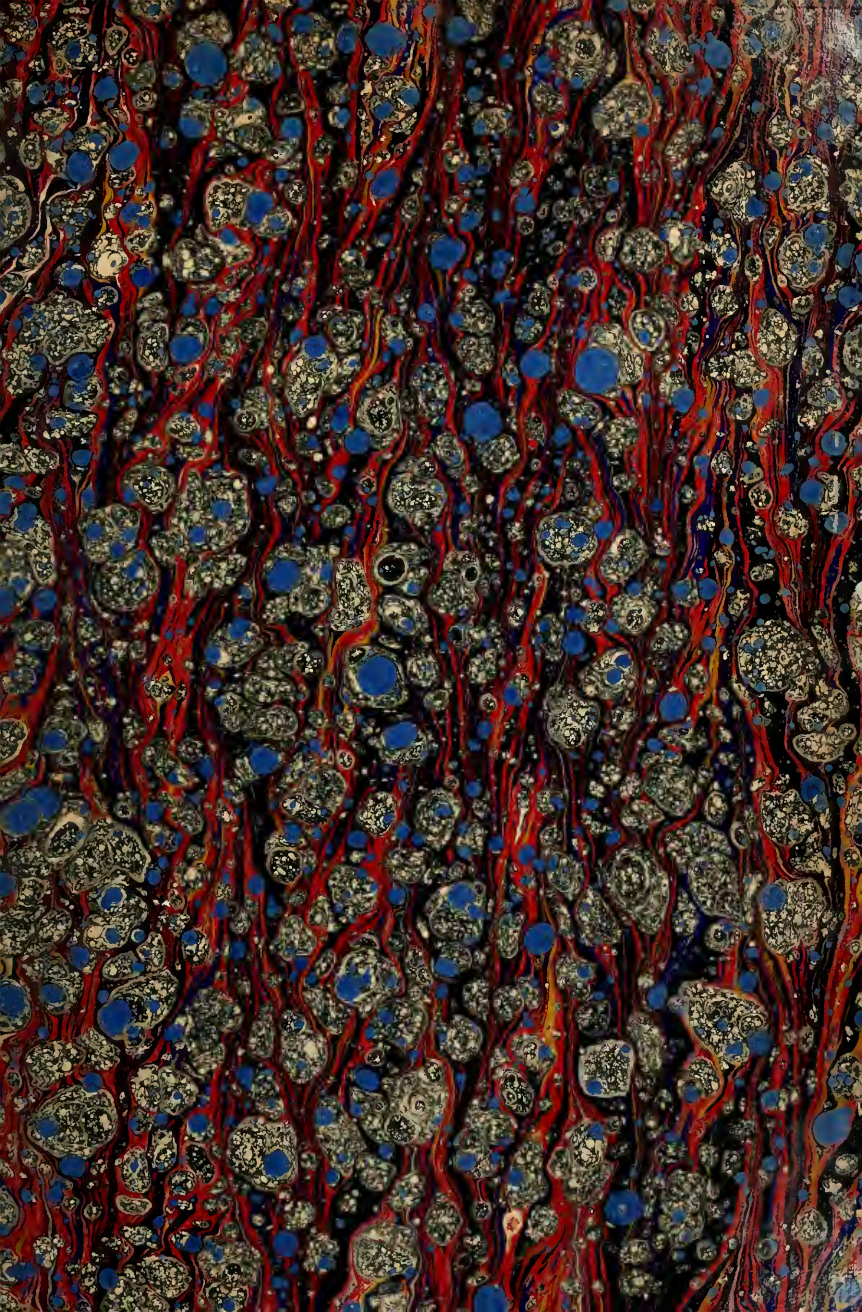
COLUMBIA LIBRARIES OFFSITE
HEALTH SCIENCES STANDARD
HX00023531
RECAP



COLUMBIA UNIVERSITY
DEPARTMENT OF PHYSIOLOGY
THE JOHN G. CURTIS LIBRARY



Digitized by the Internet Archive
in 2010 with funding from
Open Knowledge Commons

http://www.archive.org/details/lehrbuchderphysi01tige

LEHRBUCH

DER

PHYSIOLOGIE DES MENSCHEN

VON

Dr. ROBERT TIGERSTEDT

PROFESSOR DER PHYSIOLOGIE
AM KAROLINISCHEN MEDICO-CHIRURGISCHEN INSTITUT IN STOCKHOLM

ERSTER BAND

MIT 132 TEILWEISE FARBIGEN ABBILDUNGEN IM TEXT

LEIPZIG
VERLAG VON S. HIRZEL
1897.

Das Recht der Übersetzung ist vorbehalten.

Vorwort.

Den Lehrstoff der Physiologie zu umgrenzen ist sehr schwierig, denn zur Physiologie gehören, wenn sie richtig aufgefasst wird, grosse Abschnitte der gesamten medicinischen und biologischen Wissenschaften. Ein für Mediciner bestimmtes Lehrbuch kann indes die Aufgabe etwas beschränkter fassen, da ja der angehende Arzt Gelegenheit hat, sein Wissen bezüglich der Verrichtungen des Körpers bei seinen übrigen Studien reichlich zu ergänzen. Daher ist in diesem Buch, wie auch sonst üblich, nur dasjenige zusammengestellt, was man als unsere Kenntnisse von den Leistungen des normalen menschlichen Körpers bezeichnen kann. Die für die Auffassung der Vorgänge im Körper in vielerlei Beziehungen so bedeutungsvollen Erfahrungen der praktischen Medicin, der experimentellen Pathologie und der Pharmakologie werden daher zum grössten Teil übergangen. Ebenso sind die Thatsachen der vergleichenden Physiologie nur ausnahmsweise berührt worden, da eine eingehendere Darstellung derselben den Umfang des Buches in einem nicht unerheblichen Grade vergrössert hätte.

Aus demselben Gesichtspunkte hat die in mehreren Lehrbüchern übliche kurze Darstellung der Histologie hier keinen Platz finden können. Ich betrachte dies nicht als Fehler, denn eine notwendigerweise nur ganz kurze und oberflächliche Übersicht der wichtigsten histologischen Thatsachen kann von keinem wirklichen Nutzen sein, da ja der Studierende jedenfalls eine ausführlichere Kenntnis von dem feineren Bau des Körpers braucht und sich diese aus den dieser Aufgabe speziell gewidmeten Lehrbüchern holen muss. Ich verkenne also durchaus nicht die grosse Bedeutung der Histologie für die Physiologie, sondern finde es im Gegenteil geboten, beim Studium eines Lehrbuches dieser Wissenschaft ein solches der Histologie (und der Anatomie) immer zur Seite zu haben, um die physiologischen Thatsachen mit den histologischen und anatomischen zu kombinieren.

Auch die physiologische Chemie ist so weit entwickelt, dass sie immer mehr Anspruch darauf machen kann, als eine selbständige Wissenschaft betrachtet zu werden. Auf der anderen Seite ist es aber nicht möglich, die Physiologie ohne Bezugnahme auf die chemischen Vorgänge im Körper darzulegen. Wenn ich also gezwungen bin, auch die physiologische Chemie hier zu berühren, so habe ich indes bei der Erörterung derselben nur das

Allerwichtigste mitgenommen und weise in Bezug auf alle Einzelheiten und kontroverse Fragen auf die Lehrbücher der physiologischen Chemie hin. Bei Ausarbeitung der betreffenden Abschnitte habe ich von meinem verehrten Freunde, Herrn Prof. Dr. K. A. H. Mörner sehr wertvolle Ratschläge bekommen.

Ich bemerke noch, dass sich die Darstellung der chemischen Vorgänge im Körper wesentlich auf die Lehrbücher von Hammarsten und Neumeister stützt. Der kundige Leser wird auch finden, dass ich die in den letzten Jahren erschienenen physiologischen Monographieen vielfach benutzt habe; besonders ist zu erwähnen, dass die „Allgemeine Physiologie" von Verworn und „Die Zelle und die Gewebe" von O. Hertwig die Hauptquellen für das Kapitel von den Elementarorganismen bilden.

In Bezug auf die Citation von Autorennamen habe ich versucht, einen Mittelweg zwischen den in mehreren Lehrbüchern vorkommenden sehr zahlreichen Angaben und dem in anderen Lehrbüchern stattfindenden gänzlichen Mangel an solchen einzuhalten. Nachdem das Buch jetzt fertig vorliegt, fürchte ich jedoch, dass es mir nicht immer gelungen ist, diesen richtigen Mittelweg gefunden zu haben.

Die wenigen Litteraturangaben wollen nur den Leser auf die neueren monographischen Darstellungen der betreffenden Abschnitte aufmerksam machen. Vielleicht hätte ich das von Hermann redigierte „Handbuch der Physiologie" überall anführen sollen; ich begnüge mich aber, dasselbe hier ein- für allemal zu citieren.

Unter den zahlreichen, schönen Illustrationen, welche ich der Liberalität des Herrn Verlegers verdanke, habe ich die Mehrzahl aus Originalarbeiten des bei jeder Figur citierten Autors genommen. Die Figuren 1—3, 5, 9, 11, 48, 53, 71, 73, 78—80, 103, 104 sind mit Bewilligung der Verlagshandlung der „Physiologischen Graphik" von Langendorff entlehnt.

Der zweite Band dieses Lehrbuches, welcher die Physiologie der Muskeln, der Sinne, des Nervensystems, der Zeugung und Entwicklung umfassen soll, wird von etwa demselben Umfang wie der vorliegende Band werden und hoffentlich Ende dieses Jahres erscheinen.

Stockholm, 1. Mai 1897.

Robert Tigerstedt.

Inhalt.

Seite

Vorwort III
Einleitung 1

Erstes Kapitel. **Allgemeine physiologische Methodik** 4
§ 1. Die physikalischen, chemischen und histologischen Methoden 4
§ 2. Die Operationen an lebenden Tieren (Vivisektionen) . . 5
§ 3. Versuche an überlebenden Organen 7
§ 4. Die graphische Methode 7
a. Die Registrierapparate 9
b. Die Zeitbestimmung 11
c. Die Schreibvorrichtungen 12
d. Einige Beispiele von der Anwendung der graphischen Methode . . 12
e. Die Registrierung durch Luftübertragung 13
f. Die Registrierung durch die Photographie 15

Zweites Kapitel. **Die Elementarorganismen** 17
§ 1. Die wichtigsten Eigenschaften der Elementarorganismen 17
a. Allgemeines über die Elementarorganismen 17
b. Die Wechselwirkungen zwischen Kern und Protoplasma 18
c. Die physikalischen und chemischen Eigenschaften des Protoplasmas . 21
d. Zur Morphologie des Protoplasmas 22
e. Die Lebensthätigkeit der Elementarorganismen 24
§ 2. Die allgemeinen Lebensbedingungen 29
a. Die Nahrung 29
b. Das umgebende Medium 29
c. Die Temperatur 31
§ 3. Die Lebenserscheinungen der Elementarorganismen . . . 32
a. Die Stoffaufnahme 32
b. Die Verdauung 36
c. Die Abgabe der Zersetzungsprodukte 38
d. Die Sekretion 38
e. Die Bewegungserscheinungen 39
f. Die Lichtproduktion 43
g. Die Wärmebildung 14
h. Die Erzeugung von Elektricität 14

Seite

§ 1. Die Einwirkung äusserer Einflüsse auf die Elementarorganismen 48
a. Von den Reizmitteln im allgemeinen 48
b. Die automatische Reizung 51
c. Die chemische Reizung 52
d. Die mechanische Reizung 54
e. Die Reizung durch das Licht 55
f. Die Reizung durch die Wärme 56
g. Die elektrische Reizung 56
h. Die Erregungsleitung 57
i. Durch die Reizung hervorgerufene assimilatorische Vorgänge . . . 58
k. Lähmung und Ermüdung 60
§ 5. Der Tod 61

Drittes Kapitel. **Die chemischen Bestandteile des Körpers** 63
§ 1. Die N-haltigen Substanzen 63
a. Die Eiweisskörper 63
b. Die zusammengesetzten Eiweisskörper, Proteïde 66
c. Dem Eiweiss nahestehende Substanzen 67
d. Übrige N-haltige Substanzen 68
§ 2. Die N-freien Substanzen 68
a. Die Fette 68
b. Das Cholesterin 69
c. Die Kohlehydrate 69

Viertes Kapitel. **Der Stoffwechsel und die Ernährung** 73
Erster Abschnitt. **Der Stoffwechsel** 73
§ 1. Zur Methodik der Stoffwechselversuche 73
a. Die Einnahmen 73
b. Die Ausgaben 74
c. Die Methoden für die Bestimmung der Ausgaben des Körpers . . 76
d. Beispiel eines Stoffwechselversuches 79
§ 2. Die potentielle Energie der Nahrungsstoffe 80
§ 3. Der Stoffwechsel bei Hunger 83
a. Der allgemeine Zustand bei Hunger 83
b. Der Stoffwechsel bei verschieden grossen hungernden Tieren . . . 84
c. Der Zerfall von Eiweiss und Fett beim Hungern 85
d. Der Substanzverlust der verschiedenen Organe beim Hungern . . 86
§ 4. Der Stoffwechsel bei Zufuhr von Nahrung 88
a. Die Eiweisszersetzung bei Zufuhr verschiedener Eiweissmengen . . 88
b. Der Gesamtstoffwechsel bei Zufuhr von Eiweiss 91
c. Der Stoffwechsel bei Zufuhr von Fett 92
d. Der Stoffwechsel bei Zufuhr von Fleisch und Fett 93
e. Der Stoffwechsel bei Zufuhr von Kohlehydraten 93
f. Der Stoffwechsel bei Zufuhr von Pepton, Leim, Fettsäuren, Cellulose u. s. w. 95
§ 5. Die anorganischen Nahrungsstoffe 97
§ 6. Der Ansatz von Eiweiss im Körper 99
§ 7. Der Ansatz von Fett im Körper 102
§ 8. Die Genussmittel 105
§ 9. Zur Theorie des Stoffwechsels 106
a. Über die Zunahme des Gesamtstoffwechsels bei Zufuhr von Nahrung 106
b. Die Aufgabe der verschiedenen Nahrungsstoffe beim Stoffwechsel . 107

Seite

Zweiter Abschnitt. **Die Ernährung des Menschen** 114
§ 1. Die Ausnützung der Nahrungsstoffe 115
a. Methodik 115
b. Die Ausnützung des Eiweisses 115
c. Die Ausnützung des Fettes und der Kohlehydrate 116
d. Die Ausnützung gemischter Kost und praktische Konsequenzen . . 117
§ 2. Der Nahrungsbedarf des erwachsenen Menschen 118
§ 3. Die Ernährung im jugendlichen Alter 121
§ 4. Die Zusammensetzung der Kost aus verschiedenen Nahrungsmitteln 124

Fünftes Kapitel. **Das Blut** 127
§ 1. Die Blutmenge des Körpers 128
§ 2. Die geformten Blutbestandteile 128
a. Die roten Blutkörperchen 128
b. Die farblosen Blutkörperchen 133
c. Die Blutplättchen 134
§ 3. Das Blutplasma 134
a. Die chemische Zusammensetzung des Plasmas 134
b. Die Gerinnung des Blutes 137

Sechstes Kapitel. **Der Kreislauf des Blutes** 140
Erster Abschnitt. **Allgemeine Übersicht der Blutbewegung** 140
Zweiter Abschnitt. **Die Bewegung des Herzens** 142
§ 1. Die Herzklappen 142
a. Die Atrioventrikularklappen 142
b. Die Semilunarklappen 143
§ 2. Die Herztöne 144
§ 3. Die Formveränderungen des Herzens bei der Systole . . 145
a. Bau der Kammerwand 145
b. Die Formveränderungen des Herzens 146
§ 4. Die Druckveränderungen im Herzen während seiner Thätigkeit 148
a. Technik 148
b. Die Druckschwankungen in den verschiedenen Herzabteilungen . . 149
§ 5. Der Herzstoss 152
§ 6. Die zeitlichen Verhältnisse der Herzbewegung 156
§ 7. Die Füllung des Herzens während der Diastole 156
§ 8. Die Kraft und Arbeit des Herzens 157
a. Die Kraft der Herzkammern 157
b. Die Arbeit der Herzkammern 158
§ 9. Die Eigenschaften des Herzmuskels 160
a. Die Natur der Herzkontraktion 160
b. Verhalten des Herzmuskels bei direkter Reizung 161
c. Die Ernährung des Herzmuskels 161
§ 10. Die intrakardialen Herzcentren 162
§ 11. Die Fortpflanzung der Erregung durch das Herz 164
§ 12. Die centrifugalen Herznerven 164
a. Die hemmenden Herznerven 164
b. Die beschleunigenden Herznerven 167
§ 13. Herzreflexe 169
§ 14. Die Centren der Herznerven 171
§ 15. Die Zahl der Herzschläge 173

Seite

Dritter Abschnitt. **Die Strömung des Blutes in den Gefässen** 174
§ 1. Die Strömung einer Flüssigkeit in starren Röhren 174
§ 2. Die Strömung einer Flüssigkeit in elastischen Röhren . . 178
§ 3. Die Strömung des Blutes in den Arterien 179
a. Die Elasticität der Arterienwand 179
b. Die Methoden für die Bestimmung des Blutdruckes 180
c. Die Grösse des Blutdruckes 181
d. Die Geschwindigkeit des Blutes in den Arterien. 187
§ 4. Der Arterienpuls 190
a. Die Wellenbewegung in elastischen Röhren 190
b. Der Arterienpuls 192
§ 5. Allgemeine Übersicht über die Bewegung des Blutes in den Arterien 196
§ 6. Die Strömung des Blutes in den Kapillaren 198
§ 7. Die Strömung des Blutes in den Venen 200
a. Druck und Geschwindigkeit in den Venen 200
b. Mechanismen, welche die Blutströmung in den Venen erleichtern . 202
§ 8. Der kleine Kreislauf und die respiratorischen Variationen des Blutdruckes 204
a. Die Lungencirkulation 204
b. Die respiratorischen Variationen des Blutdruckes 205
§ 9. Die gefässverengenden Nerven 207
§ 10. Die gefässerweiternden Nerven 208
§ 11. Die Gefässreflexe. 210
§ 12. Die Centren der Gefässnerven 213
§ 13. Allgemeines über die Blutverteilung im Körper 215
a. Mechanische Einwirkungen. 215
b. Die Einwirkung der Gefässnerven 216

Siebentes Kapitel. **Die Verdauung** 218
Erster Abschnitt. **Die Verdauungssäfte** 218
§ 1. Allgemeine Übersicht 218
§ 2. Der Speichel 220
§ 3. Der Magensaft 223
a. Die Säure des Magensaftes. 224
b. Das Pepsin 225
c. Das Labenzym 227
§ 4. Der Pankreassaft 228
a. Das diastatische Enzym 229
b. Das proteolytische Enzym, das Trypsin 229
c. Das fettspaltende Enzym 230
§ 5. Die Galle. 230
§ 6. Der Darmsaft. 232
Zweiter Abschnitt. **Die Absonderung der Verdauungssäfte** 233
§ 1. Allgemeine Übersicht 233
§ 2. Die Speicheldrüsen 235
a. Anatomie der Absonderungsnerven 235
b. Die Reizung der Absonderungsnerven 235
c. Die bei der Sekretion auftretenden morphologischen Veränderungen 238
d. Die Centren der Absonderungsnerven 241
§ 3. Die Drüsen der Magenschleimhaut 242
a. Die sekretorischen Nerven der Magenschleimhaut 242
b. Die Drüsen der Magenschleimhaut 246
c. Warum digeriert sich der Magen nicht selbst? 249

Seite

§ 4. Die Bauchspeicheldrüse 249
a. Die Nerven der Bauchspeicheldrüse 250
b. Die morphologischen Veränderungen in der Bauchspeicheldrüse . . 252
§ 5. Die Leber und die Gallenabsonderung 252
a. Die allgemeinen Erscheinungen der Gallenabsonderung 252
b. Die Abhängigkeit der Gallenabsonderung von der Blutzufuhr . . . 255
c. Die ableitenden Gallenwege 256
§ 6. Die Drüsen des Darmes 256
a. Die Drüsen des Dünndarmes 256
b. Die Drüsen des Dickdarmes 258

Dritter Abschnitt. **Die Bewegungen des Verdauungsrohres** 259
§ 1. Das Kauen 259
§ 2. Das Saugen 261
§ 3. Das Schlucken 261
§ 4. Die Bewegungen des Magens 268
a. Die Bewegungen des Magens an und für sich 268
b. Die Entleerung des Magens 270
c. Das Erbrechen 270
§ 5. Die Bewegungen des Darmes 271

Vierter Abschnitt. **Die Verdauung in den verschiedenen Abteilungen des Verdauungsrohres** 274
§ 1. Die Verdauung in der Mundhöhle 274
§ 2. Die Verdauung im Magen 274
§ 3. Die Verdauung im Darm 277
§ 4. Das Schicksal der Verdauungsenzyme 281
§ 5. Die Bildung der Faeces und die Defäkation 281

Achtes Kapitel. **Die Aufsaugung** 283
§ 1. Die Aufsaugung an und für sich 283
§ 2. Die Aufsaugung der Kohlehydrate 285
§ 3. Die Aufsaugung des Fettes 286
§ 4. Die Aufsaugung der Eiweissstoffe 287
§ 5. Die Aufsaugung der Aschenbestandteile 288
§ 6. Anhang. Die Wirkung der Verdauungsprodukte, wenn sie direkt ins Blut eingespritzt werden 290

Neuntes Kapitel. **Die Atmung** 291
Erster Abschnitt. **Die Atembewegungen** 291
§ 1. Die Lungenelasticität und der intrathorakale Druck . . . 291
§ 2. Die Inspiration 293
a. Die Registrierung der Atembewegungen 293
b. Die Bewegungen der Rippen 294
c. Die Bewegungen des Zwerchfells 296
§ 3. Die Exspiration 297
§ 4. Die Zahl der Atemzüge 299
§ 5. Der Luftwechsel in den Lungen 299
§ 6. Die konkomitierenden Atembewegungen 301
§ 7. Besondere Formen von Atembewegungen 302
§ 8. Die Druckveränderungen in den Luftwegen bei den verschiedenen Atmungsphasen 302
§ 9. Die Atmungsgeräusche 304
§ 10. Die Schutzeinrichtungen für die Lungen 304

Seite
Zweiter Abschnitt. **Die Innervation der Atembewegungen** 305
§ 1. Die centrifugalen Atmungsnerven 305
§ 2. Das Atmungscentrum 306
§ 3. Die Atmungsreflexe 309
a. Die Reflexe durch die NN. vagi 309
b. Die von dem Gehirn nach dem Kopfmark verlaufenden Fasern . . 312
c. Sonstige Atmungsreflexe 313
§ 4. Die normale Reizung des Atmungscentrums 314
Dritter Abschnitt. **Die Blutgase** 316
§ 1. Methodik 317
§ 2. Die Absorption von Gasen in Flüssigkeiten 318
§ 3. Die Blutgase 319
a. Der Stickstoff und das Argon 319
b. Der Sauerstoff 319
c. Die Kohlensäure 320
d. Die Menge der Blutgase 322
e. Die Verteilung der Blutgase auf Blutkörperchen und Plasma . . . 323
Vierter Abschnitt. **Der respiratorische Gaswechsel** 324
§ 1. Der Mechanismus des Gaswechsels zwischen Blut und Alveolarluft 324
§ 2. Der Gaswechsel zwischen Blut und Gewebsflüssigkeit . . . 327
§ 3. Die durch die Respiration hervorgerufenen Veränderungen der eingeatmeten Luft 328
§ 4. Die absolute Grösse des respiratorischen Gaswechsels . . . 331

Zehntes Kapitel. **Die Gewebsflüssigkeit und ihre Bewegung** 333
§ 1. Die chemischen Eigenschaften der Lymphe 334
§ 2. Die Bewegung der Gewebsflüssigkeit 334
§ 3. Die Bildung der Gewebsflüssigkeit 335
§ 4. Anhang. Die Resorption aus den serösen Räumen 339

Elftes Kapitel. **Die Wechselwirkungen der Organe im Tierkörper** . 340
§ 1. Die osmotischen Erscheinungen 340
§ 2. Die durch die Stoffwechselprodukte u. s. w. vermittelten Einwirkungen der Organe aufeinander 341
a. Allgemeines 341
b. Die Hoden 342
c. Die Schilddrüse 344
d. Die Bauchspeicheldrüse 347
e. Die Nebennieren 349
f. Übrige Organe 351

Zwölftes Kapitel. **Der Abbau der Nahrungsstoffe im Körper** 353
§ 1. Der Abbau des Eiweisses 353
a. Die N-freien Zersetzungsprodukte des Eiweisses 353
b. Die N-haltigen Zersetzungsprodukte des Eiweisses 354
§ 2. Der Abbau der Kohlehydrate 358
§ 3. Der Abbau der Fette 361

Dreizehntes Kapitel. **Die Ausscheidungen des Körpers** 363
Erster Abschnitt. **Der Harn und die Harnausscheidung** 364
§ 1. Der Harn 364
a. Die allgemeinen Eigenschaften des Harns 364
b. Die Zusammensetzung des Harns 365

Seite
§ 2. Die Harnausscheidung 369
a. Der Bau der Niere 369
b. Der Mechanismus der Harnausscheidung 370
§ 3. Die Entleerung des Harns 375
a. Die Ureteren 375
b. Die Harnblase 376
Zweiter Abschnitt. **Die Ausscheidungen durch die Haut** 379
§ 1. Die Talgdrüsen 379
§ 2. Der Schweiss und die Schweissabsonderung. 380
a. Der Schweiss 380
b. Die Schweissabsonderung 380
§ 3. Die sogenannte insensible Perspiration durch die Haut . . 381
§ 4. Die Resorption durch die Haut 383

Vierzehntes Kapitel. **Die Körpertemperatur und ihre Regulierung** . 384
§ 1. Die Körpertemperatur des Menschen 384
§ 2. Die Quellen der tierischen Wärme 388
§ 3. Die Grösse der Wärmebildung beim Menschen 389
§ 4. Der Wärmeverlust des Körpers 391
§ 5. Der Schutz gegen Wärmeverlust 392
§ 6. Die Regulierung der Körpertemperatur 395
a. Die Regulierung der Wärmebildung 395
b. Die Regulierung des Wärmeverlustes 398
c. Die Centren der Wärmeregulierung 399

Einleitung.

Die wissenschaftliche Physiologie hat die Aufgabe, die Leistungen des Tierleibes festzustellen und sie aus den elementaren Bedingungen desselben mit Notwendigkeit herzuleiten (Ludwig).

Der Tierkörper ist aus einer grossen Menge verschiedener Organe zusammengesetzt. Die nächste Aufgabe der Physiologie besteht also darin, zu untersuchen, welche Leistungen von jedem einzelnen Organe ausgeführt werden, zu studieren, wie sich diese Verrichtungen unter dem Einfluss verschiedener Variabeln gestalten, sowie hierbei so genau wie möglich auch die Intensität der Leistung unter verschiedenen Verhältnissen festzustellen.

Unter denjenigen Variabeln, deren Einfluss auf die Leistungen der Organe zu untersuchen ist, steht die gegenseitige Einwirkung der Organe aufeinander und die dadurch bedingte vielfache Wechselwirkung, die zwischen denselben stattfindet, obenan. Nur durch die Untersuchung dieser Einwirkung können wir zur wirklichen Feststellung der Leistungen der Organe gelangen und eine befriedigende Kenntnis davon erhalten, wie der Bestand und die Leistungen des Gesamtkörpers das Resultat der Thätigkeit sämtlicher einzelner Organe werden können.

Bei dem Studium der elementaren Bedingungen für die Leistungen der Organe kommen wir in den meisten Fällen dazu, als solche die Thätigkeit der elementaren Bestandteile des Körpers, der Zellen und der Gewebe, aus welchen der Körper zusammengesetzt ist, zu bezeichnen. Je weiter die moderne Physiologie fortschreitet, um so deutlicher stellt es sich heraus, dass die Zelle oder, wie sie von Brücke treffend genannt wird, der Elementarorganismus nicht nur in morphologischer, sondern auch physiologischer Hinsicht die wirkliche Einheit im Körper darstellt. Die meisten bei dem lebendigen Körper stattfindenden elementaren Prozesse zeigen uns, dass die merkwürdigen Eigenschaften der lebendigen Substanz von viel verwickelteren Umständen abhängig sind, als die exakte Naturforschung unserer Zeit hat aufklären können, und bei den meisten physiologischen Fragen, wo die Forschung genügend weit vorgeschritten ist, um irgend welche einigermassen begründeten theoretischen Schlussfolgerungen

zuzulassen, hat es sich herausgestellt, dass die elementaren Bedingungen für die Leistungen der Organe und Gewebe gerade in einer Lebensthätigkeit der Elementarorganismen liegt. Ich habe es kaum nötig, hier hervorzuheben, dass hiermit keine wirkliche Theorie, d. h. eine mechanische Erklärung der betreffenden Erscheinungen, gegeben ist. Wenn wir die Leistungen der Organe auf die Lebensthätigkeit der Elementarorganismen zurückführen, haben wir nichts anderes gethan, als darauf hingedeutet, wo die Lösung des Problems wahrscheinlich zu suchen ist, ohne darum tiefer in dasselbe eingedrungen zu sein.

Ich will ausdrücklich bemerken, dass diese Auffassung gar nicht bedeutet, dass sich in dem lebendigen Körper Kräfte von prinzipiell anderer Art als diejenigen, welche bei der toten Natur herrschen, vorfinden sollten. Die Grundanschauung, welche die gesamte moderne Naturforschung charakterisiert, ist die, dass jede Erscheinung die notwendige Folge gewisser thätiger Ursachen ist, welche die betreffende Erscheinung immer hervorrufen, wenn sie unter denselben Bedingungen zusammenwirken; die Energie, die bei jedem Naturprozess, welcher Art er auch sein mag, die wirkende Ursache darstellt, wird nie vernichtet und nie von neuem geschaffen; sie kann verschiedene Formen annehmen, von der einen Form zur anderen übergehen, ist aber immer ihrer Intensität nach unverändert.

Dieses Princip von der Erhaltung der Energie, das zuerst von J. R. Mayer, J. P. Joule, L. A. Colding und H. Helmholtz (1842—1847) ausgesprochen wurde, ist auch innerhalb der Physiologie die Grundlage für jedes wissenschaftliche Denken. Wir behaupten, dass auch bei denjenigen Prozessen, welche in dem lebendigen Körper stattfinden und welche wir als Leben zusammenfassen, das Prinzip von der Erhaltung der Energie gültig ist, und damit haben wir die physiologische Forschung auf die feste Basis der exakten Naturforschung gestellt, wenn wir auch noch nicht imstande sind, diese Anschauung auf die Lebenserscheinungen in ihren Einzelheiten durchzuführen, noch eine Mutmassung aussprechen zu können, welches die eigentliche Ursache der Thätigkeit der lebendigen Substanz ist. Diese Auffassung der lebendigen Natur und der innerhalb derselben waltenden Kräfte ist etwas ganz anderes als der alte, nunmehr wohl endgültig beseitigte Vitalismus mit seinem von keinen Gesetzen gebundenen, launenhaft wechselnden, bald unerhört kräftigen, bald spurlos verschwindenden Gespenst — der Lebenskraft.

Die ganze unüberschauliche Tierreihe, von den höchsten bis zu den niedrigsten Tieren, ist der Gegenstand der physiologischen Forschung. Die Physiologie untersucht die Leistungen des Körpers und seine elementaren Bedingungen nicht bei einer einzelnen Tierart oder Tiergattung, obschon der von äusseren Umständen bedingte nahe Zusammenhang der Physiologie mit der Medizin es bewirkt hat, dass der Mensch und die ihm am nächsten stehenden Tiere bei der physiologischen Forschung wie beim Unterricht eine ganz besondere Ausnahmestellung eingenommen haben. Prinzipiell hat die Physiologie dasselbe Interesse für alle Tiere, und in Bezug auf die elementaren

Bedingungen des Lebens, die Zellenthätigkeit und ihre Abhängigkeit von verschiedenen Variabeln, sind wir genötigt, unser Forschungsgebiet noch mehr zu erweitern und uns von den anderen grossen Gruppen lebendiger Wesen, von den Protisten und den Pflanzen, Erfahrungen zur Aufklärung und Vervollständigung derjenigen Resultate zu holen, welche wir durch die Untersuchung der entsprechenden Erscheinungen bei den Tieren gewonnen haben.

Der Physiologie liegt ferner ob, die Entwickelung der Lebenserscheinungen sowohl bei dem einzelnen Individuum, als auch durch die ganze Tierreihe hindurch zu studieren; sie wird hierdurch an die Seite der vergleichenden Anatomie gestellt, deren Aufgabe es ist, die Entwickelung der organischen Formen von den niedrigsten bis zu den höchsten zu erforschen. Hierbei dürfen wir aber nicht vergessen, dass die Physiologie eine exakte Naturwissenschaft ist; ihr genügt es nicht nachzuweisen, wie eine bestimmte Verrichtung zuerst in ihrer einfachsten Form erscheint und sodann immer mehr verwickelt und mannigfach wird, sie muss ausserdem derselben eine mechanische Deutung geben. Die Untersuchung des elementaren Mechanismus der Erscheinung ist also auch hier das Hauptsächliche und Wichtige, und wollten wir das äusserste Ziel der Physiologie angeben, so könnten wir sagen, dass die Physiologie die mechanische Erklärung des ersten Ursprunges der lebendigen Wesen sowie ihrer von diesem Ursprung zu immer höheren Formen fortschreitenden Entwickelung geben soll. In das Gebiet der Physiologie würde also die mechanische Deutung der Ergebnisse der Morphologie fallen, und nach dieser Auffassung bildet sie die Spitze der gesamten biologischen Forschung. Dass wir uns mit unseren gegenwärtigen Kenntnissen nicht vorstellen können, wie dieses noch in weitester Ferne schwebende Ziel erreicht werden soll, brauche ich nicht zu bemerken.

Litteratur. Helmholtz, Über die Wechselwirkung der Naturkräfte und die darauf bezüglichen neuesten Ermittlungen der Physik (1854). — Über die Erhaltung der Kraft (1862) — in „Vorträge und Reden“ von Hermann von Helmholtz. I. Braunschweig 1884.

ERSTES KAPITEL.

Allgemeine physiologische Methodik.

§ 1. Die physikalischen, chemischen und histologischen Methoden.

Bei ihrer Arbeit braucht die Physiologie alle Hilfsmittel der modernen Naturforschung, und wir sind bei der Behandlung physiologischer Fragen nicht selten gezwungen, die feinsten Präzisionsinstrumente, ja sogar die höchste mathematische Analyse zu benutzen. Die Physiologie der beiden höchsten Sinnesorgane, des Auges und des Ohres, ist schon so weit vorgeschritten, dass alles, was sich nicht auf unsere Empfindungen und Vorstellungen, sondern nur auf die rein physikalischen Bedingungen ihrer Entstehung bezieht, mit einer Kritik und Genauigkeit der Experimentierkunst behandelt werden kann, die diese Teile der Physiologie der exaktesten aller Naturwissenschaften, der Physik, ebenbürtig machen. Dasselbe gilt, wenigstens der Hauptsache nach, von der Physiologie der quergestreiften Muskeln und der Nervenfasern. Hier haben die Elektricitätslehre und mehrere andere Teile der Physik eine grosse Anwendung gefunden.

Das Studium der Blutverteilung im Körper stellt ein ausserordentlich verwickeltes hydraulisches Problem dar; die Lehre von dem Gleichgewicht und den Ortsbewegungen des Körpers ist von rein mechanischem Standpunkt zu behandeln; bei der Erörterung des respiratorischen Gaswechsels in den Lungen und in den Geweben hat die Physiologie die physikalische Gastheorie theoretisch und experimentell zu verwerten, und die Lehre von der Wärmeökonomie des Körpers basiert natürlich auf der physikalischen Wärmelehre.

Kurz, fast alle Teile der Physik haben irgend welche direkte Bedeutung für unser Studium der Leistungen des Körpers.

In derselben Weise hat auch die Chemie für die physiologische Forschung eine umfassende Bedeutung. In erster Linie kommt hier die chemische Untersuchung der im Tierkörper enthaltenen oder demselben entstammenden Substanzen in Betracht. Die chemische Physiologie hat aber ausserdem auch die chemischen Veränderungen zu untersuchen, welche die in die Körper aufgenommenen Stoffe durch die in ihm stattfindenden Prozesse erleiden.

Über die Thätigkeit der Elementarorganismen liefert uns auch die mikroskopische Untersuchung sehr wertvolle Aufschlüsse, und die histologischen Methoden haben daher auch innerhalb der Physiologie eine sehr grosse Anwendung.

Die Physiologie der Sinnesorgane und des centralen Nervensystems steht zu der Psychologie und der Erkenntnistheorie in sehr naher Beziehung, oder vielmehr ein eingehendes Studium dieser Zweige der Physiologie ist ohne Kenntnis dieser Wissenschaften nicht möglich.

Endlich muss die Physiologie auch die Erfahrungen der Pathologie in Betracht ziehen. Denn wie auch die Leistungen des Körpers durch die verschiedenartigsten krankhaften Veränderungen beeinflusst werden, so werden sie doch nicht prinzipiell umgestaltet. Das Studium dieser Veränderungen muss selbstverständlich für unsere Auffassung der normalen Vorgänge äusserst wichtig sein.

Übrigens muss die Physiologie je nach der Art und Beschaffenheit der zu lösenden Probleme sich ihre eigenen Arbeitsmethoden schaffen, und wir wollen bei der folgenden Darstellung der Leistungen des Körpers, soweit dieses für unsere gegenwärtige Aufgabe nötig ist, die betreffenden Methoden darstellen. Es giebt aber in Bezug auf die physiologische Technik einige allgemeine Methoden und Versuchsanordnungen, welche am zweckmässigsten hier im Zusammenhange besprochen werden.

§ 2. Die Operationen an lebenden Tieren (Vivisektionen).

Allerdings kann man über die Leistungen der Organe und des Gesamtkörpers wichtige Aufschlüsse ohne jeden operativen Eingriff erhalten, — sind ja doch alle unsere direkten Erfahrungen am Menschen unter solchen Umständen gewonnen. Es ist aber auf der anderen Seite in vielen Fällen notwendig, die Organe der unmittelbaren Untersuchung zugänglich zu machen. Wir sind daher oft gezwungen, an lebenden Tieren vielerlei Operationen auszuführen, welche die Geschicktheit und die Erfindungsgabe des Operateurs nicht selten auf eine harte Probe stellen.

Bei diesen Operationen werden die Tiere in der Regel durch Äther, Chloroform, Chloral, Morphin oder irgend ein anderes Narkotikum betäubt. Nur wenn der Versuchszweck es notwendig macht, wird die Operation am nicht-narkotisierten Tiere ausgeführt.

Bei manchen physiologischen Aufgaben muss das Tier nach Ende der Operation eine längere Zeit hindurch beobachtet werden. Dabei ist notwendig die anti- und aseptische Methodik der Chirurgen mit aller Sorgfalt anzuwenden.

Ferner ist es vielfach sehr vorteilhaft, die willkürlichen Bewegungen des Tieres bei dem Versuch zu unterdrücken, was durch Vergiftung mit dem amerikanischen Pfeilgift Curare erzielt wird. Da dieses Gift auch die bei der Respiration thätigen Muskeln lähmt, ist es notwendig, bei dem Tiere die sogen. künstliche Atmung zu unterhalten, was in der Regel

in der Weise geschieht, dass durch einen Blasebalg Luft in einer nach der Grösse des Tieres abgepassten Menge in geeignetem Rhythmus in seine Lungen geblasen wird. Die Einblasung geschieht durch die Trachea, in welche eine, durch einen Schlauch mit dem Blasebalg verbundene Kanüle hineingeführt wird.

Bei allen Operationen, wo die Pleurahöhlen geöffnet werden müssen, ist ebenfalls die künstliche Atmung notwendig (Vesalius um 1540).

Nachdem das Tier in dieser Weise vorbereitet ist, folgt der eigentliche Versuch, wobei sich zahlreiche verschiedene Einzelheiten je nach dem Zweck des Versuches darstellen, die sich jedoch nicht in gedrängte Form zusammenfassen lassen. Ich werde daher versuchen, das vivisektorische Verfahren an der Hand einiger weniger Beispiele anzudeuten.

Um wertvolle Aufschlüsse zu erhalten, genügt es vielfach, das zu untersuchende Organ ganz einfach freizulegen und es ohne weitere Eingriffe zu beobachten. In dieser Weise bekommt man z. B. eine ziemlich befriedigende Kenntnis von den Bewegungen des Herzens, des Magens, der Därme u. s. w. In anderen Fällen ist es schon notwendig, kompliziertere Versuchsanordnungen zu benutzen.

Wenn man z. B. in den Ausführungsgang einer Speicheldrüse eine Kanüle hineinbindet, so sieht man, wie der Speichel unter Umständen in spärlicher oder reichlicher Menge daraus hervorströmt. Werden bei der also stattfindenden Sekretion die Drüsennerven durchschnitten, so hört die Absonderung sogleich auf. Bei Reizung des peripheren Endes des durchschnittenen Nerven dagegen quillt wieder Speichel in reichlicher Menge hervor. Hieraus folgt, dass die Drüsennerven irgend einen Einfluss auf die Speichelabsonderung ausüben.

Nun zeigt uns die Erfahrung, dass die verschiedensten Organe des Körpers in der einen oder anderen Hinsicht vom centralen Nervensystem beherrscht sind, sowie dass von ihnen Nachrichten zu dem centralen Nervensystem überführt werden. Wie das soeben erwähnte Beispiel andeutet, kann man in zweierlei Weise versuchen, die Einwirkung des Nervensystemes auf ein Organ festzustellen, und zwar entweder indem man untersucht, wie sich die Thätigkeit des betreffenden Organes darstellt, wenn der entsprechende Nerv durchschnitten wird, oder indem man das durchschnittene Ende des Nerven mit künstlichen Reizmitteln reizt.

Wenn der Nerv nicht durchschnitten ist, kann man bei seiner künstlichen Reizung keine eindeutigen Ergebnisse erzielen. Die peripheren Nerven enthalten nämlich immer zweierlei Fasern: centrifugale, welche Impulse von dem centralen Nervensystem zu den peripheren Organen übertragen, und centripetale, welche dem centralen Nervensystem Nachrichten von den peripheren Organen vermitteln. Nun ist es im Körper eine sehr gewöhnliche Erscheinung, dass die Reizung eines centripetalen Nerven unter Vermittlung des centralen Nervensystems einen centrifugalen Nerven in Thätigkeit versetzt. Diese Übertragung kann ganz ohne die Mitwirkung des Bewusstseins stattfinden. In diesem Falle wird der Vorgang als ein Reflex bezeichnet. Wenn ein nicht durchschnittener Nerv gereizt wird, so kann man nie bestimmt wissen, inwiefern das dabei hervortretende Ergebnis durch die Reizung des zugehörigen centrifugalen Nerven hervorgerufen ist,

oder ob es einen durch die Reizung centripetaler Nervenfasern ausgelösten Reflex oder gar die Äusserung einer bewussten Thätigkeit darstellt. Um sich vor dieser Unsicherheit zu schützen, ist es also notwendig, den betreffenden Nerven zu durchschneiden und je nach dem Zwecke des Versuches das eine oder andere Ende desselben zu reizen. Die Erscheinungen, welche bei Reizung des peripheren Endes hervortreten, sind dann eine direkte Wirkung des gereizten Nerven; die bei Reizung des centralen Endes auftretenden Erscheinungen sind dagegen unter der Mitwirkung des centralen Nervensystems in der einen oder anderen Weise hervorgerufen.

Um die physiologische Bedeutung irgend eines Organes festzustellen, ist es vielfach von grossem Nutzen, dasselbe zu exstirpieren und das Tier am Leben zu erhalten. Die dann etwa auftretenden Ausfallserscheinungen erlauben zuweilen sehr wertvolle Schlussfolgerungen. Besonders gilt dies von solchen Organen, bei welchen, wie z. B. der Schilddrüse oder den Nebennieren, die direkte Beobachtung keine Andeutung einer Thätigkeit wahrnehmen kann. Auch beim Studium der Verrichtungen des Nervensystems stellen Exstirpationen, bezw. Durchschneidungen wichtige Untersuchungsmethoden dar. Jedoch darf nicht geleugnet werden, dass die Ergebnisse der Ausschaltungsversuche leider viel zu oft sehr schwer zu deuten sind und dass ihre Deutung durch unbeabsichtigte Nebenläsionen nicht selten noch mehr erschwert wird.

§ 3. Versuche an überlebenden Organen.

Bei den kaltblütigen Tieren bleiben viele Organe nach dem Tode des Gesamtkörpers, und wenn sie aus dem Körper herausgeschnitten werden, noch lange am Leben. Durch diese Eigenschaft ist es möglich gewesen, eine Fülle der wichtigsten Erfahrungen zu sammeln. Unsere Kenntnisse von den allgemeinen Eigenschaften der Nerven und der Muskeln stützen sich zum allergrössten Teil gerade auf Versuche an ausgeschnittenen Präparaten. Noch länger bleiben die ausgeschnittenen Organe am Leben, wenn man sie, wie es vor allem Ludwig und seine Schule gemacht haben, mit Blut speist. Unter solchen Umständen gelingt es sogar, auch die Organe der Warmblüter lange nach dem Tode des Gesamtkörpers am Leben zu behalten. Die aus dem Körper herausgeschnittenen, noch leistungsfähigen Organe werden überlebende Organe genannt.

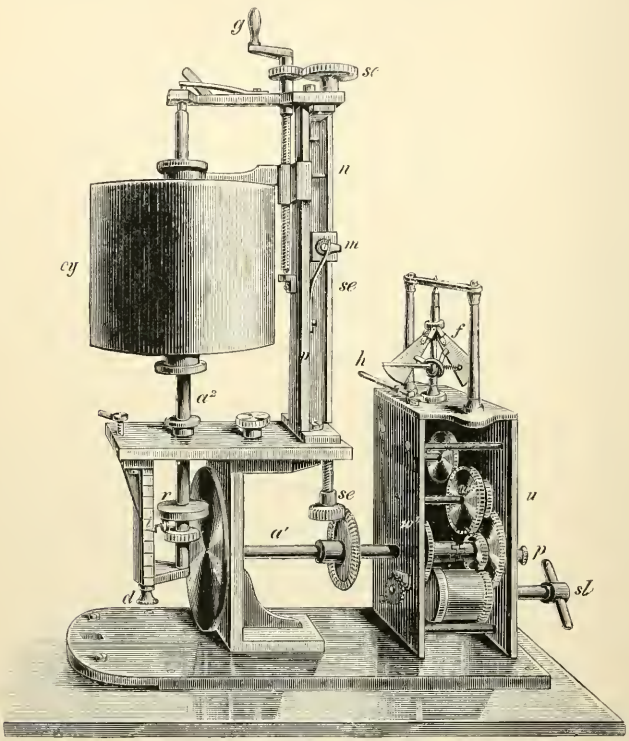
§ 4. Die graphische Methode.

Die Leistungen der Organe geben sich nicht selten durch eine Bewegung irgend welcher Art äusserlich zu erkennen. Diese Bewegung verläuft in der Regel so schnell, dass ihre Einzelheiten mit dem Auge nicht zu verfolgen sind. Sie können aber sehr genau studiert werden, wenn man, wie es innerhalb der Physiologie Ludwig (1847) zuerst gethan hat. Anordnungen

trifft, wodurch die Bewegungen sich selbst auf eine bewegte Fläche aufzeichnen können (die graphische Methode)[1].

Diese Methode hat innerhalb der meisten Zweige der Physiologie eine sehr grosse Anwendung, und es ist daher notwendig, dass wir dieselbe hier etwas näher darstellen.

Bei jeder graphischen Registrierung kommen wesentlich zwei Apparate in Gebrauch, nämlich a) die Fläche, auf welcher die Bewegung



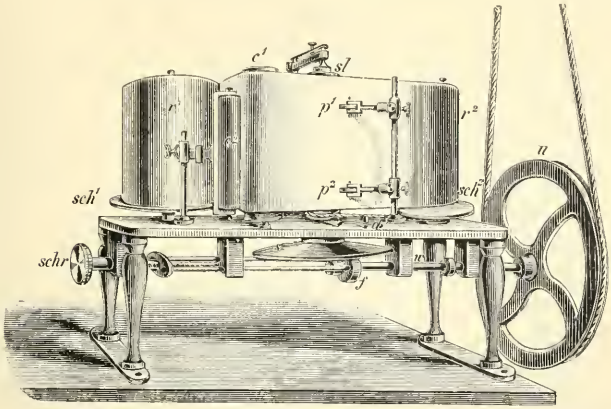
Figur 1. Das Kymographion, nach Ludwig und Baltzar. $^1/_5$.

aufgeschrieben (registriert), und b) die Vorrichtung, mit welcher die zu untersuchende Bewegung auf die registrierende Fläche übertragen wird.

[1] Die graphische Methode war schon früher in einzelnen Fällen (von Watt, W. Weber u. a.) benutzt, wurde aber vergessen und dann im Jahre 1847 von Ludwig und Morin selbständig wieder erfunden.

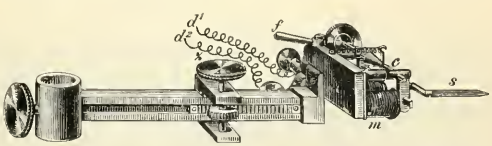
a. Die Registrierapparate.

Die im Laufe der Zeit gebauten Registrierapparate sind sehr zahlreich und für verschiedene Zwecke konstruiert. Es ist selbstverständlich,

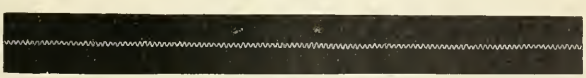


Figur 2. Kymographion mit Papier ohne Ende, nach Ludwig und Baltzar. $^1/_3$.

dass die Schnelligkeit, mit welcher die registrierende Fläche bewegt werden soll, nach der Schnelligkeit der zu registrierenden Bewegung abgepasst werden muss, so dass sie um so grösser ist, je schneller diese Bewegung. An vielen Registrierungsapparaten hat man Vorrichtungen getroffen, mittelst welcher die Geschwindigkeit innerhalb ziemlich weiter Grenzen verändert werden kann; solche Apparate haben daher eine sehr grosse Anwendbarkeit. Andere Apparate sind dagegen nur für ganz bestimmte Zwecke konstruiert und haben nur eine beschränkte Verwendung.



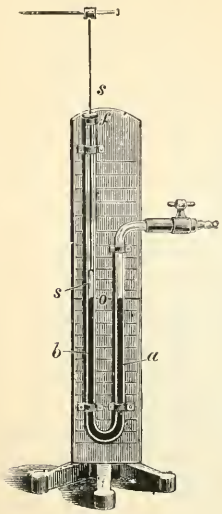
Figur 3. Elektrisches Signal, nach Deprèz. $^1/_3$.



Figur 4. Stimmgabelkurve, 100 Schwingungen in 1 Sekunde.

Als Beispiel der Registrierungsapparate will ich den von Baltzar nach Ludwigs Angaben konstruierten hier beschreiben; die Beschreibung einer grösseren Zahl von Registrierungsapparaten ist natürlich hier nicht möglich. Dieser Apparat, das Kymographion (Fig. 1), besteht aus einem rotierenden Cylinder (*cy*), welcher durch ein Uhrwerk (*u*) getrieben wird und je nach Belieben vertikal oder horizontal gestellt werden

kann. Das Uhrwerk setzt eine grosse Friktionsscheibe (*s*) in Bewegung; diese Scheibe liegt an der Friktionswelle (*r*) an, welche an der Axe des Registriercylinders (a_2) befestigt ist. Bei der Bewegung der grossen Scheibe wird daher der Cylinder gedreht. Die Geschwindigkeit der Bewegung kann in zweierlei Weise verändert werden, nämlich 1) dadurch, dass die Welle (*r*) in verschiedener Entfernung vom Mittelpunkt der Scheibe (*s*) eingestellt wird — je weiter sie sich davon befindet, um so schneller wird bei gleichbleibender Geschwindigkeit der Scheibe die Bewegung des Registriercylinders; und 2) dadurch, dass die Räder des Uhrwerkes in verschiedener Weise gegen einander verstellt werden. Der Umfang des Registriercylinders beträgt 500 mm, und eine Umdrehung wird je nach der Stellung der Zahnräder und der Welle an der Trommelaxe in 90 Minuten oder 3 Sekunden mit allen möglichen Abstufungen ausgeführt.

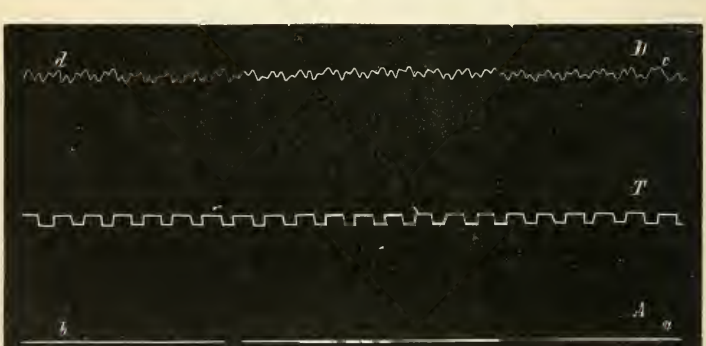


Figur 5. Registrierendes Quecksilbermanometer. $^1/_5$.

Vor dem Versuch wird der Cylinder mit Glanzpapier straff überzogen; die zu registrierende Bewegung wird mittelst irgend einer Schreibfeder auf dieses Papier geschrieben. Wenn das Papier vollgeschrieben ist, wird es vom Cylinder abgeschnitten.

Das Papier wird in der Regel mit Russ überzogen, und die Feder zeichnet die Bewegung, indem sie den Russ wegkratzt. Um die Kurve aufzubewahren, wird die Zeichnung nach Wegschneiden des Papiers mit einer alkoholischen Harzlösung fixiert.

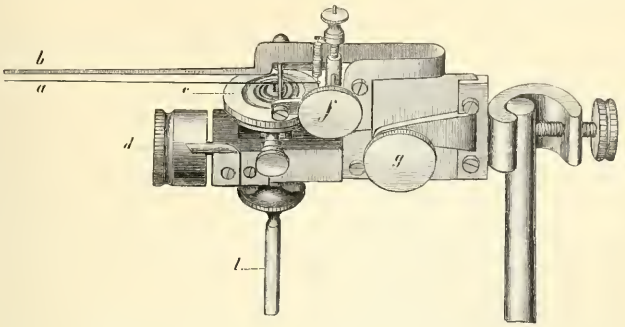
Auch wird zur Aufzeichnung der Bewegung eine mit Tinte gefüllte Feder benutzt. Eine solche bewegt sich aber mit viel grösserer Friktion an der Schreibfläche und wird daher überall vermieden, wo es gilt, schnelle Veränderungen zu registrieren. Es kommen indessen Fälle vor, wo die Registrierung mit Tinte nur schwer zu vermeiden



Figur 6. Blutdruckskurve; Kaninchen. *A*, die Nullinie; *T*, Zeit in Sekunden; *D*, der Blutdruck. Von rechts nach links zu lesen.

ist, wenn man nämlich eine Bewegung während einer verhältnismässig langen Zeit zu registrieren hat. In solchen Fällen wendet man mit Vorteil statt der berussten Trommel endloses Papier an, welches durch zweckmässige Einrichtungen mit einer gewissen

Geschwindigkeit abgewickelt wird. Figur 2 stellt einen derartigen Registrierapparat dar. Man hat auch Apparate konstruiert, bei welchen ziemlich lange Papierstreifen berusst und zu Versuchen der soeben beschriebenen Art verwendet werden können (Hering,

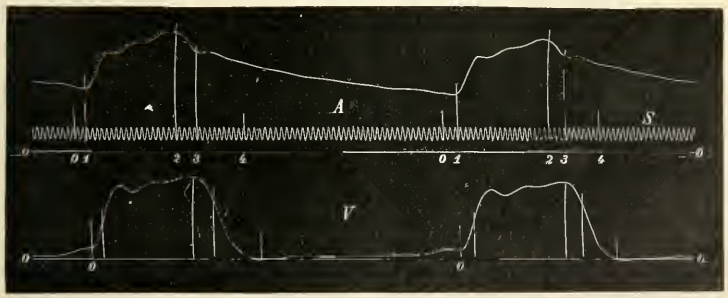


Figur 7. Elastisches Manometer, nach Hürthle. *c*, die elastische Membran, *a*, die Schreibfeder, *l*, Leitungsrohr zu dem Blutgefäss. $^{2}/_{3}$.

Franck). Selbst diese Apparate genügen aber nicht immer, sondern man ist unter Umständen gezwungen, mit Tinte zu schreiben.

b. Die Zeitbestimmung.

Es ist aber nicht genug, eine in der einen oder anderen Weise bewegte Schreibfläche zu haben: man muss auch die Geschwindigkeit kennen, mit welcher sie vor der schreibenden Feder bewegt wird. Um die Geschwindigkeit möglichst gleichmässig zu machen, hat man auf die Konstruktion des



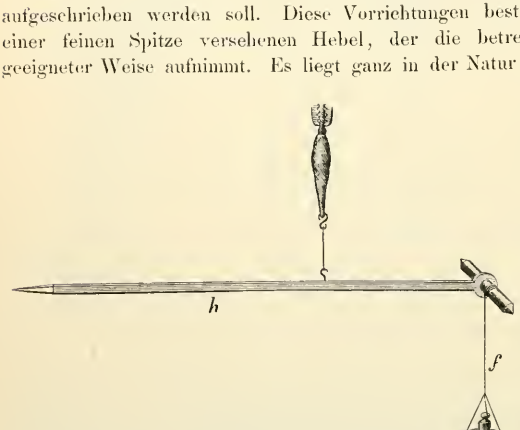
Figur 8. Kurven des Druckablaufes in der linken Herzkammer (*V*) und in der Aorta (*A*) des Hundes, nach Hürthle. *S*, die Zeit in $^{1}/_{100}$ Sekunden. Von links nach rechts zu lesen

Triebwerkes grosse Mühe verwandt; man kann aber auch bei dem einfachsten Triebwerkzeug die exaktesten Zeitbestimmungen erhalten, wenn man nämlich am Papier eine Zeitmarkierung anordnet, was in der Regel durch die elektromagnetische Markiermethode stattfindet.

Ein Elektromagnet trägt an seinem Anker eine Schreibfeder, die auf die registrierende Fläche schreibt (Fig. 3). Der Strom zum Elektromagneten wird in regelmässigen Zeitabschnitten unterbrochen und zwar entweder durch eine Sekundenuhr oder durch eine Stimmgabel mit bekannter Schwingungszahl. Im letzteren Falle muss natürlich der Elektromagnet sehr leicht beweglich sein. In dieser Weise erhält man auf dem Papier Zeitmarkierungen von dem in den Figuren 4, 6 (Z) und 8 (S) dargestellten Aussehen, und bei richtiger Wahl der solcher Art markierten Zeitintervalle braucht die Umdrehungsgeschwindigkeit der Trommel keineswegs eine konstante zu sein, wenngleich es jedoch in der That um so besser ist, je genauer der Gang des Registriercylinders reguliert ist.

c. Die Schreibvorrichtungen.

Wir kommen nun zu den Vorrichtungen, durch welche die Bewegung aufgeschrieben werden soll. Diese Vorrichtungen bestehen aus einem mit einer feinen Spitze versehenen Hebel, der die betreffende Bewegung in geeigneter Weise aufnimmt. Es liegt ganz in der Natur der Sache, dass der Schreibhebel an und für sich die Form und Dauer dieser Bewegung nicht verändern darf. Jedoch bietet es sehr grosse Schwierigkeiten, dieser Anforderung ganz streng zu genügen. Die hier in Frage kommenden Bewegungen werden nämlich aus verschiedenen Ursachen in der Regel in vergrössertem Massstab aufgeschrieben; da nun dieselben nicht selten sehr schnell verlaufen, erteilen sie dem Schreibhebel eine grosse Geschwindigkeit, und es kann daher gar zu leicht geschehen, dass eine Schleuderung eintritt, wodurch die Kurve die zu registrierende Bewegung ganz falsch wiedergiebt. Um diesen Fehler zu vermeiden, muss man daher die Masse der Schreibvorrichtungen thunlichst verringern und übrigens überall, wo man die graphische Registrierung verwendet, die Leistungsfähigkeit des benutzten Apparates für den vorliegenden Zweck genau prüfen.



Figur 9. Muskelhebel zur Aufzeichnung „isotonischer" Zuckungen.

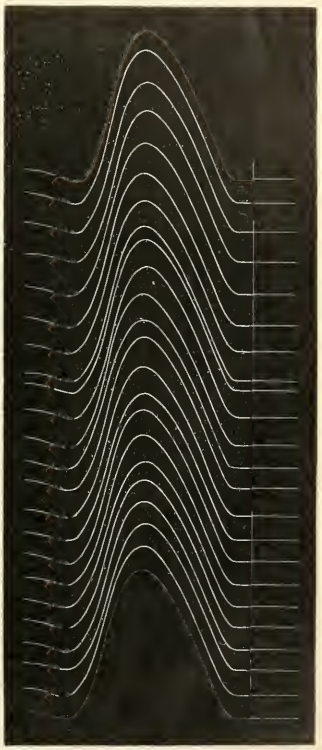
d. Einige Beispiele von der Anwendung der graphischen Methode.

Die erste Anwendung der graphischen Methode innerhalb der Physiologie geschah, um den Blutdruck und dessen Variationen zu registrieren (Ludwig 1847). Der Blutdruck in einer Arterie wird dadurch bestimmt, dass man in die Arterie eine Kanüle einbindet und diese mit einem U-förmigen, Quecksilber enthaltenden Rohr verbindet (Hg-Manometer, Fig. 5). In dem freien Schenkel des Manometers wird nun

das Quecksilber so weit hinaufgetrieben, bis die Niveaudifferenz dem Blutdruck entspricht. Dieser zeigt aber unaufhörliche, von den Herzschlägen, Atembewegungen u. s. w. bedingte Variationen, welche entsprechende Oscillationen im Manometer hervorrufen. Diese Oscillationen werden registriert, wenn auf die freie Oberfläche des Quecksilbers im Manometer ein Schwimmer (*s*) gebracht und an dessen oberes Ende eine Schreibfeder befestigt wird, welche auf die registrierende Oberfläche schreibt. Figur 6 (*D*) stellt eine solche Blutdruckskurve dar.

Betreffs dieser Kurve muss bemerkt werden, dass sie wegen der Trägheit des Quecksilbers die wirklich stattfindenden Schwankungen des arteriellen Blutdruckes nicht genügend exakt angiebt (vgl. Näheres unten im Kap. vom Kreislauf). Man hat daher andere Manometer konstruiert, bei welchen eine elastische Membran oder eine elastische Feder dem Blutdruck Widerstand leistet (Fig. 7); die Ausschläge dieser Membran werden in vergrössertem Massstabe registriert (*a*), wie in Figur 8, welche den Druckablauf in der linken Kammer (*V*) und in der Aorta (*A*) des Hundes darstellt.

Die nächste Anwendung der graphischen Methode war zum Studium des zeitlichen Verlaufes der Muskelzuckung (Helmholtz 1852). Der ausgeschnittene Froschmuskel wird an seinem oberen Ende festgeklemmt und an seinem unteren Ende mittelst eines Fadens der Schreibhebel (*h*) befestigt (Fig. 9). Bei seiner Verkürzung hebt der Muskel den Hebel, und die Schreibspitze zeichnet die Kontraktion des Muskels an der bewegten Fläche. Diese Muskelkurve, das Myogramm (Fig. 10), stellt die Bewegung des unteren, nicht befestigten Muskelendes dar und zwar in vergrössertem Massstabe, denn die Schreibspitze liegt weiter von der Hebelaxe als der Angriffspunkt des Muskels. Um Schleuderung thunlichst zu vermeiden, wird die Belastung (Fig. 9, *f*) ganz nahe der Hebelaxe angebracht, damit sie, weil sie ja die grösste Masse der Schreibvorrichtung darstellt, nur so geringe Beschleunigungen wie möglich annehmen soll (Fick, Marey).



Figur 10. Übereinander geschriebene Muskelkurven; von rechts nach links zu lesen. Die vertikale Linie rechts bezeichnet den Augenblick der Reizung.

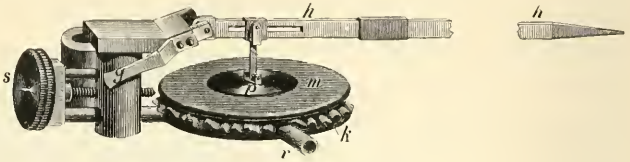
Diese Beispiele mögen genügen, um zu zeigen, wie eine Bewegung mittelst einer Schreibvorrichtung registriert wird, welche direkt an dem bewegten Gegenstand angebracht ist. Dass diese direkte Registrierung eine ausgedehnte Anwendung innerhalb der Physiologie haben muss, ist leicht zu ersehen.

e. Die Registrierung durch Luftübertragung.

Eine noch vielseitigere Anwendbarkeit hat vielleicht die Registrierung mittelst Lufttransport, welche in der Physiologie zuerst von Buisson 1861

eingeführt und dann in der mannigfachsten Weise von Marey ausgebildet worden ist.

Wenn man mittelst eines Kautschukschlauches mit ziemlich unnachgiebiger Wand zwei Kautschukballons verbindet und auf den einen einen Druck ausübt, so wird der



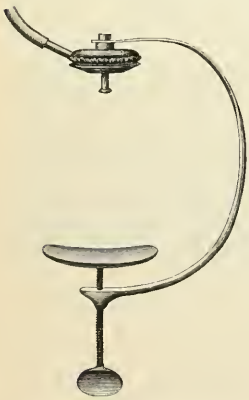
Figur 11. Mareysche Schreibkapsel. $^1/_3$.

andere infolge des vermehrten Luftdruckes, der jetzt im System waltet, erweitert. Wenn man den einen Ballon mit einem Hebel in Verbindung setzt und diesen Hebel auf eine rotie-

Figur 12. Pulskurve der A. carotis des Menschen, nach Edgren. Von links nach rechts zu lesen.

rende Fläche schreiben lässt, so kann man hierdurch alle im Systeme stattfindenden Druckschwankungen aufschreiben.

Die zur Registrierung durch Luftübertragung benutzten Vorrichtungen bestehen also immer aus zwei Teilen, dem aufnehmenden Apparat und dem schreibenden Apparat. Der letztere, welcher allgemein als die Schreibkapsel Mareys (*tambour à levier*) bezeichnet wird, ist folgendermassen konstruiert (Fig. 11).

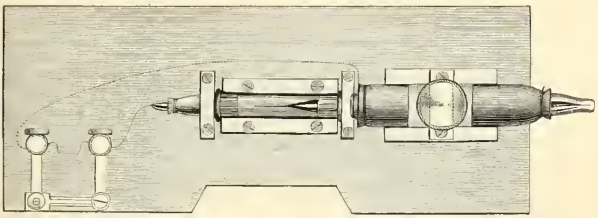


Figur 13. Sphygmograph mit Luftübertragung. $^1/_3$.

Eine flache Metallkapsel (*k*) ist mit einem kleinen Tubulus (*r*) versehen; dieser dient zur Befestigung des Kautschukschlauches, welcher die beiden Teile verbindet. Die Kapsel ist mit einer dünnen Kautschukmembran (*m*) überspannt; an diese wird eine kleine Aluminiumscheibe (*p*) geklebt, und diese steht ihrerseits wieder mit dem Schreibhebel (*h*) in Verbindung. Die Axe dieses Hebels bewegt sich in einem Lager, welches am Rande der Kapsel befestigt ist. Jedesmal, wenn die Kautschukmembran hervorgewölbt wird, hebt sich der Hebel empor; wenn die Membran nach innen gezogen wird, geht der Hebel nach unten.

Der zweite Teil des Apparates besteht aus der zum Aufnehmen der zu registrierenden Bewegung bestimmten Vorrichtung, d. h. einem Kautschukballon oder einer mit Kautschuk überzogenen Kapsel, die geeignet ist, in irgend einer Weise von der betreffenden Bewegung beeinflusst zu werden. Bei jeder Anwendung der Methode ist also der schreibende Teil des Apparates derselbe. Nur die aufnehmenden Apparate müssen nach den darzustellenden Bewegungen variiert werden.

Die eingehende Prüfung, durch welche die Leistungsfähigkeit dieser Methode untersucht worden ist, hat ergeben, dass bei gut konstruierten Apparaten die erhaltenen Kurven sehr getreue Wiedergaben der betreffenden Bewegung darstellen, und zwar auch dann, wenn diese sehr schnell verläuft. Dies gilt aber keineswegs von allen registrierenden Luftkapseln; im Gegenteil zeigt die Erfahrung, dass die Kurven, welche mittelst einiger solchen erhalten worden, die thatsächlich stattgefundene Bewegung ganz unrichtig wiedergeben. Auch hier gilt es als erste Regel, die Leistungsfähigkeit des zu benutzenden Apparates vor seinem Gebrauch durch eigene darauf gerichtete Versuche festzustellen.



Figur 14. Capillarelektrometer, nach Lovén. $^1/_2$.

Als Probe von Kurven, welche mittelst der Luftübertragung erhalten werden können, teile ich die Figur 12 hier mit. Sie stellt die Pulskurve der Arteria carotis des Menschen dar. Die aufnehmende Kapsel (Fig. 13, oben) enthält hier drei kleine Spiralfedern, welche der Membran eine gewisse Spannung erteilen. Selbst trägt die Membran an ihrer Aussenseite eine kleine Pelote, welche an der Haut über der Arterie angebracht wird. Die pulsatorischen Druckveränderungen der Arterie werden von der Pelote aufgenommen und in gewöhnlicher Weise auf die Schreibkapsel übertragen. Der ganze Apparat wird mittelst des Bügels und der Schraube am Halse befestigt.

Figur 15. Aktionsströme des Hundeherzens, nach v. Kries. Ableitung von Basis und Spitze der linken Kammer. Erste Phase: Negativität der Basis; zweite: Negativität der Spitze. Die obere Linie stellt die Zeit in $^1/_5$ Sekunden dar. Von links nach rechts zu lesen.

f. Die Registrierung durch die Photographie.

Auch der bestkonstruierte Schreibhebel ist doch nicht ganz massenlos, und kann daher infolge seiner Trägheit die Kurve mehr oder weniger entstellen. Das Ideal ist ein massenloser Hebel, und einen solchen können wir in dem Lichtstrahl erhalten, wenn wir den Versuch so anordnen, dass die zu registrierende Bewegung auf einen kleinen Spiegel einwirkt, der das Licht reflektiert, etwa wie es bei dem Spiegelgalvanometer der Fall ist. Wenn der so reflektierte Strahl auf eine bewegte lichtempfindliche Platte fällt, so kann die betreffende Bewegung mittelst des massenlosen Lichtstrahls registriert werden.

Die photographische Registrierung kann aber — und hier liegt ihre grösste Bedeutung — auch zur Wiedergabe von Bewegungen benutzt werden, welche mit sonstigen Mitteln überhaupt nicht registriert werden könnten.

Dies ist z. B. mit den Ausschlägen des Capillarelektrometers der Fall. Das Capillarelektrometer (Fig. 14) besteht aus einem feinen mit Hg gefüllten Capillarrohr, welches in verdünnte Schwefelsäure eingetaucht ist. Der eine Pol der Elektricitätsquelle steht mit dem Hg, der andere mit der H_2SO_4 in Verbindung. Wenn ein elektrischer Strom durch das Elektrometer geleitet wird, so wird das Hg im Capillarrohr in der Richtung des Stromes verschoben. Diese Bewegung kann durch Photographieren auf eine bewegte Platte registriert werden. Da bei der Thätigkeit der tierischen Organe elektrische Ströme in der Regel auftreten, wird diese Registrierung der Elektrometerausschläge für das Studium der betreffenden Erscheinungen sehr wertvoll. Figur 15 stellt die photographische Kurve der bei der Thätigkeit des Hundeherzens auftretenden Stromschwankungen (Aktionsströme) dar.

Wenn man eine Bewegung, die eine gewisse Zeit lang, z. B. eine Sekunde andauert, in bestimmten Intervallen, von etwa $^1/_{10}$ oder $^1/_{20}$ Sekunde, ihrer Grösse nach genau feststellen kann, so hat man hierin natürlich die Elemente, welche eine Konstruktion des ganzen Verlaufes der betreffenden Bewegung erlauben. Diese Methode ist natürlich nur in solchen Fällen zu verwenden, wo eine ununterbrochene Registrierung der ganzen Bewegung nicht ausgeführt werden kann, leistet hier aber vorzügliche Dienste. Besonders beim Studium der Bewegungen des Gesamtkörpers ist sie von grosser Bedeutung gewesen. Zu diesem Zwecke wird ein Photographierapparat in der Weise angeordnet, dass nur in bestimmten Zeitabschnitten und zwar immer nur für eine sehr kurze Zeit die lichtempfindliche Platte vom Licht getroffen wird. Wenn nun der Körper vor dem Photographierapparat bewegt wird, so wird seine Stellung und Lage in den bestimmten Intervallen durch die Photographie momentan fixiert (Muybridge, Marey). Beim Studium der Ortsveränderungen des menschlichen Körpers werde ich Beispiele solcher Aufnahmen mitteilen.

Litteratur. Cl. Bernard, Leçons de physiologie opératoire. Paris 1879. — J. Burdon-Sanderson, M. Foster und L. Brunton, Manuel du laboratoire de physiologie. Traduit par G. Moquin-Tandon. Paris 1884. — E. Cyon, Methodik der physiologischen Experimente und Vivisektionen. Giessen 1876. — L. Fredericq, Manipulations de physiologie. Paris 1894. — R. Gscheidlen, Physiologische Methodik. Braunschweig 1876—1879. — O. Langendorff, Physiologische Graphik. Leipzig und Wien 1891. — E. J. Marey, La méthode graphique dans les sciences expérimentales. Paris 1878. Supplément (Développement de la méthode graphique par l'emploi de la photographie). Paris 1885. — F. Schenck, Physiologisches Practicum. Stuttgart 1895.

ZWEITES KAPITEL.

Die Elementarorganismen.

§ 1. Die wichtigsten Eigenschaften der Elementarorganismen.

a. Allgemeines über die Elementarorganismen.

Die merkwürdige Substanz, deren Thätigkeit der Grund aller Lebenserscheinungen sowohl bei den Tieren als bei den Pflanzen ist, wird mit einem von Mohl 1846 gegebenen Namen Protoplasma benannt. Dasselbe kommt bei den lebenden Wesen nicht in einem ununterbrochenen Zusammenhang vor, sondern erscheint in Form von teils kleinen, von einander abgegrenzten Massen, Zellen, teils Umbildungen solcher (Schleiden 1838, Schwann 1839). Jedes lebende Wesen und jede einzelne Zelle entsteht aus einer Zelle (*omnis cellula e cellula*, Virchow 1855). Viele Tiere und Pflanzen bestehen während ihres ganzen Lebens nur aus einer einzigen Zelle. Bei anderen Tieren und Pflanzen werden von der ursprünglichen Zelle neue Zellen gebildet, welche ihrerseits sich vermehren, umbilden, eine Menge verschiedener Formen annehmen und sich für besondere Aufgaben abpassen.

Die Zelle ist also der Anfang und Ursprung des ganzen Körpers und alle diejenigen Formbestandteile, aus welchen der Körper aufgebaut ist, sind nichts anderes als Zellen oder Abkömmlinge oder Umbildungen von Zellen.

Wie das Leben auf unserer Erde überhaupt entstanden ist, darüber wissen wir gar nichts, und den Hypothesen, welche in dieser Hinsicht ausgesprochen worden sind, scheint keine grössere Bedeutung beigemessen werden zu können. Lange Zeit stellte man sich vor, dass vielerlei lebendige Geschöpfe durch eine Urzeugung, generatio aequivoca, direkt aus der toten Materie entständen. Je mehr man sich in die hierhergehörigen Studien vertiefte, um so unwahrscheinlicher wurde aber diese Anschauung, und zuletzt beschränkte sie sich auf die allerniedrigsten Organismen, bis endlich Pasteur (1861) durch geistreiche Versuche unwiderleglich feststellte, dass die Urzeugung überhaupt gar nicht vorkommt.

In ihrem Inneren enthält die Zelle einen besonderen, geformten Bestandteil, den Zellkern. Einige Zellen sind von einem besonderen Häutchen,

Zellmembran, umgeben, andere besitzen keine solche; die Zellmembran ist also kein wesentlicher Bestandteil der Zelle.

Die äussere Form der Zellen ist sehr verschieden. Die Kugelform, die wir als Typus der Zelle auffassen, kommt lange nicht bei allen Zellen vor; im Gegenteil finden wir einen ausserordentlichen Formenreichtum und dies nicht allein bei den vielzelligen Organismen, bei welchen die Zellen durch ihre Lagerung aneinander ihrer Form nach sich gegenseitig beeinflussen müssen, sondern auch bei den frei lebenden isolierten Zellen.

Ebenso vielfach variiert die Grösse der Zellen, von den nur mit der stärksten Vergrösserung wahrnehmbaren bei den Bakterien bis zu den riesigen Zellen gewisser Algen.

Die Zellen des menschlichen Körpers haben selten einen grösseren Durchmesser als 0,08 mm, und bei vielen ist der Durchmesser nur ein Zehntel davon. Jedoch haben wir auch beim Menschen kolossale Zellen, wenn wir die Zellenausläufer, wie dies ja richtig ist, zu der Zelle rechnen. Die aus den Ganglienzellen des Rückenmarkes enstehenden Nervenfortsätze laufen in den Nervenstämmen bis zu den entferntesten Teilen der Extremitäten und können also bei grossen Tieren meterlang werden. Die totale Menge lebendiger Substanz ist dennoch bei diesen nicht sehr gross, da die Dicke der Zellenausläufer eine sehr geringe ist. Das Vogelei ist, ehe es den Körper verlässt, noch eine einzige Zelle. Dasselbe besteht aber zum allergrössten Teile aus dem unthätigen Eidotter, und auch das Protoplasma des Eies besitzt nur eine sehr geringe Grösse. Dasselbe gilt in der Regel von den übrigen Zellen, welche die mikroskopisch kleinen Dimensionen überragen, die bei der Mehrzahl der Zellen beobachtet werden, und wir können also sagen, dass, wie auch die Grösse der Zellen wechseln mag, dennoch die in jeder einzelnen Zelle enthaltene Menge lebendiger Substanz immer nur verhältnismässig gering ist.

Wie schon bemerkt, enthält die Zelle als charakteristischen Bestandteil den Zellkern. Der Kern tritt gewöhnlich als ein mitten in der Zelle gelegener, kugeliger oder ovaler Körper auf, kann aber auch vielerlei andere Formen annehmen. Die Grösse des Kerns steht in der Regel zu der Grösse der Zelle in einer geraden Proportion. Je grösser die Zelle ist, um so grösser ist auch der Kern. Indessen finden sich vielfache Ausnahmen von dieser Regel.

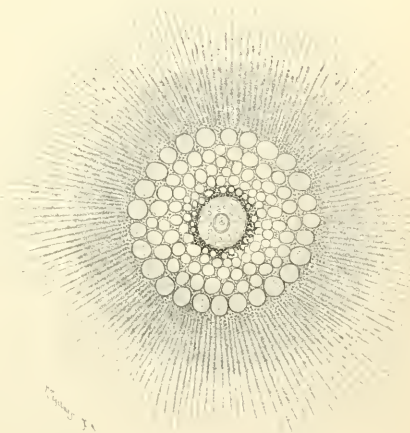
In der Regel kommt bei jeder Zelle nur ein einziger Kern vor, viele Zellen zeigen jedoch zwei und mehrere Kerne, ja in den Riesenzellen des Knochenmarkes, bei mehreren niedersten Organismen sowie bei anderen Zellen hat man 100 Kerne und mehr beobachtet.

b. Die Wechselwirkungen zwischen Kern und Protoplasma.

Der Kern ist ein notwendiger Bestandteil der Zelle. Wir kennen bis jetzt kein einziges sicheres Beispiel davon, dass sich kernlose Protoplasmastücke umbilden und vermehren können. Als solche hat man allerdings die Bakterien aufgefasst; aus neueren Untersuchungen scheint indessen hervorzugehen, dass auch diese sich in das allgemeine Zellschema einfügen lassen. Die roten Blutkörperchen der Säugetiere sind, soviel wir bis jetzt wissen, kernlos. Sie dürfen aber kaum als wirkliche Zellen aufgefasst werden, da sie sich nicht vermehren können.

Die Bedeutung des Kerns für das Zellleben geht mit grosser Deutlichkeit aus Versuchen hervor, bei welchen man einzellige Wesen durch einen scharfen Schnitt oder in einer anderen Weise in einen kernhaltigen und einen kernlosen Teil getrennt hat. Ersterer wird zu einer vollständigen Zelle regeneriert, während der kernlose Teil, auch wenn er eine Zeit lang sich ganz normal bewegt, ja sogar Nahrung aufnimmt, doch nach einiger Zeit unfehlbar zu Grunde geht (Nussbaum). Damit ein solcher einzelliger Organismus nach der Zerstümmelung sich regeneriere, ist es nicht notwendig, dass der ganze Kern unversehrt in einem der Teilstücke bleibt; auch wenn nur ein Teil des Kerns da ist, kann eine vollständige Regeneration stattfinden.

Auf der anderen Seite ist auch der isolierte Kern nicht lebensfähig. Es kann freilich vorkommen, dass die Protoplasmahülle bei gewissen Zellen ausserordentlich winzig ist, sie fehlt aber nicht. Als nackte Kernbildungen werden von einigen Autoren die Spermatozoen bei manchen Tieren angesehen, dies wird aber von den meisten bezweifelt, und übrigens sind sie keiner weiteren Umbildung und Vermehrung aus sich heraus mehr fähig, denn ihre Aufgabe ist es ja, mit der Eizelle zusammenzuschmelzen.



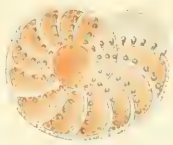
Figur 16. Thalassicolla nucleata; nach Verworn. Normales Individuum im Querschnitt. Schichten von aussen nach innen: radiärer Pseudopodienkranz, Gallertschicht, Vacuolenschicht, Pigmenthülle der Centralkapsel, Centralkapsel, in der Mitte Kern. Vergr.

Auch die sogen. nackten Kerne im Dotter der meroblastischen Eier, insbesondere bei Selachiern, Knochenfischen und Reptilien sprechen nicht für die Möglichkeit einer selbständigen Existenz des Kerns, denn sie sind immer in eine protoplasmatische Masse eingebettet, welche einen Bestandteil dieser Eier ausmacht. Hierher gehören auch Protoplasmamassen mit eingebetteten Kernen, wie man sie in der Placenta, bei den Myxomyceten u. s. w. beobachtet. Bei diesen sogen. Plasmodien oder Syncytien ist das Protoplasma nicht in bestimmte Zellenterritorien abgegrenzt; sie stellen also Zellenagglomerate dar und führen durch die Stufe der vielkernigen oder Riesenzellen zu den gewöhnlichen einkernigen Elementarorganismen.

Dass übrigens der Kern allein für sich nicht am Leben bleiben kann, geht aus Beobachtungen an dem grossen Radiolar Thalassicolla hervor (Fig. 16). Bei diesem kann man nämlich aus dem Protoplasma den Zellkern unverletzt herausnehmen und isoliert beobachten. Selbst wenn der Kern vor allen Schädlichkeiten geschützt ist, geht er zu Grunde, ohne eine Spur von Regenerationserscheinungen sehen zu lassen (Verworn).

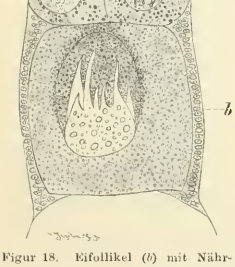
Die Natur dieser Wechselwirkung zwischen Zellkern und Protoplasma ist uns bis jetzt noch ganz dunkel. Wir wissen nur, dass kernlose Proto-

plasmastückchen bei ihren Bewegungen fremde Körper (Infusorien) aufnehmen können; sie vermögen es sogar, dieselben zu töten, aber es findet keine oder eine nur teilweise Verdauung derselben statt (Rhizopoden, Radiolarien).



Figur 17. Polystomella venusta, nach Max Schultze. $^{72}/_{1}$.

Ebenso wird auch die Produktion gewisser Stoffe von Seiten des Protoplasmas nach Entfernung des Kerns aufgehoben. Eine kernlose Protoplasmamasse von Polystomella (Fig. 17) scheidet keinen kohlensauren Kalk mehr aus, während die kernhaltigen Stücke den Defekt ihrer Kalkschale alsbald durch Anlagerung neuer Kalkmassen an der Wundstelle wieder füllen (Verworn) u. s. w. Auch bei den Pflanzenzellen hat man beobachtet, dass isolierte Protoplasmastücke keine Cellulosemembran bilden können (Klebs), während auf der anderen Seite diese Fähigkeit auch dem Kern an und für sich abgeht, wie man sich bei Versuchen, wo bei noch thätigen Kernen das Leben des Protoplasmas durch verschiedene Einwirkungen zum Stillstand gebracht worden ist, hat überzeugen können (Demoor).



Figur 18. Eifollikel (*b*) mit Nährfach (*a*) bei Dytiscus marginalis, nach Korschelt. In dem Nährfach findet eine reichliche Körnchenausscheidung statt. Die Kernblase sendet Fortsätze nach der Richtung der Körnchenanhäufungen

Sowohl an pflanzlichen (Haberlandt) als auch an tierischen Zellen (Korschelt) hat es sich endlich herausgestellt, dass der Kern sich immer an der Stelle anlagert, an welcher stärkere Wachstums- oder Ernährungsvorgänge stattfinden. So findet sich z. B. bei den Wurzelhaaren der Pflanzen, so lange das Wachstum andauert, der Kern stets in der Spitze, während er in ausgewachsenen Haaren sich weiter von ihr entfernt. — Die Epidermiszellen vieler Pflanzen zeigen häufig Verdickungen an ihrer nach aussen oder nach innen gerichteten Wandfläche. Je nachdem liegt der Kern entweder an der Aussenwand oder der Innenwand und zwar der Mitte der Verdickung dicht an. — In den Eiröhren der Ovarien der Insekten (Fig. 18) liegen die einzelnen Eizellen, je zwei durch ein sogen. Nährfach voneinander getrennt, perlschnurartig hintereinander. Das Nährfach (*a*) besteht aus Zellen, welche Nährmaterial für die Eizelle producieren und an diese abgeben. Dieses zieht in die Eizelle hinein, und zwar lagert es sich derartig, dass es direkt mit dem Kern in engste Berührung kommt. Gerade nach dieser Seite entsendet nun der Kern spitze Ausläufer, um so an der Berührungsfläche mit dem Nährmaterial seine Oberfläche zu vergrössern.

c. Die physikalischen und chemischen Eigenschaften des Protoplasmas.

Das Protoplasma selbst erscheint als eine zähflüssige, fast immer farblose, mit Wasser nicht mischbare Substanz, welche immer kleinste, nur wie Punkte aussehende Körnchen in grösserer oder geringerer Menge enthält. Die Verteilung der Körnchen im Zellleib ist selten eine gleichmässige, denn man findet in der Regel die äusserste, mehr oder weniger dicke Schicht körnerfrei. Da dieselbe ausserdem eine festere Beschaffenheit als das von ihr eingeschlossene, Körner enthaltende Protoplasma hat, wird es als Hautplasma oder Hyaloplasma von dem Körnerplasma unterschieden.

Das ruhende Protoplasma hat eine alkalische Reaktion. Seine Konsistenz hat eine eigentümlich weiche Beschaffenheit, welche weder als fest noch als flüssig bezeichnet werden kann, und daher ist der Aggregatzustand des Protoplasmas treffend als fest-flüssig gekennzeichnet worden. Das Wasser ist ein integrierender Bestandteil desselben, und beim Eintrocknen stirbt entweder das Protoplasma oder es wird scheintot, um nach Zufuhr von Wasser wieder seine Lebensthätigkeit zu entfalten.

In welcher Form das Wasser mit der eigentlichen lebendigen Substanz verbunden ist, darüber können wir noch nichts Bestimmtes sagen. Dass es hier nicht etwa wie in einem Schwamm in die Poren des Protoplasmas aufgesogen ist, geht daraus hervor, dass es nicht möglich ist, dieses Wasser durch mechanische Einwirkungen aus dem Protoplasma herauszupressen. Ebensowenig kann das Wasser hier als ein Analogon des Hydratwassers anorganischer Salze aufgefasst werden. Vielmehr scheint es, als ob das Wasser in den Zwischenräumen der Moleküle oder Verbindungen von Molekülen, welche die lebendige Substanz ausmachen, enthalten sei.

Hinsichtlich seiner physikalischen Eigenschaften zeigt das Protoplasma noch folgendes: Es bricht das Licht stärker als Wasser, ist in dünnen Schichten durchscheinend, in dicken undurchsichtig. Einige Formen der lebendigen Substanz sind doppelbrechend. Diese Eigenschaft wurde zuerst bei den quergestreiften Muskelfasern beobachtet (Boeck); seitdem hat man gefunden, dass überhaupt alle faserig differenzierten kontraktilen Substanzen, wie die der glatten Muskelzellen, der Wimperhaare der Flimmerzellen u. s. w. positiv einaxig doppelbrechend sind, und zwar in der Weise, dass ihre optische Axe mit der Faserrichtung zusammenfällt (Engelmann). Diese Thatsache bezeugt, dass die betreffenden Gebilde eine andere Molekularstruktur als die übrigen Formen der lebendigen Substanz besitzen.

Über die chemische Zusammensetzung der lebendigen Substanz wissen wir nichts. Die chemische Untersuchung des toten Tier- und Pflanzenkörpers hat darin eine sehr grosse Menge verschiedener organischer und anorganischer Verbindungen kennen gelehrt, sie hat aber ebensowenig wie die mikrochemischen Reaktionen etwas über die chemische Natur der lebendigen Substanz ermitteln können. Wir können also nur sagen, dass wir aus dieser Substanz, wenn sie abstirbt, vor allem Eiweisskörper verschiedener Art darstellen können, sowie dass sich bei den Tieren wenigstens die lebendige Substanz nur aus Eiweisskörpern bilden kann. Betreffs dieser Substanzen vgl. Kap. III.

d. Zur Morphologie des Protoplasmas.

Überall, sowohl bei den Pflanzen als bei den Tieren hat das Protoplasma wesentlich dasselbe Aussehen, wie es auch überall in Bezug auf seine elementaren Verrichtungen wesentlich gleichartig ist; auch wenn wir es mit den stärksten Vergrösserungen beobachten, können wir das Protoplasma einer Pflanzenzelle von demjenigen einer tierischen Zelle nicht unterscheiden. Diese Ähnlichkeit ist natürlich nur eine scheinbare, denn da der Lebensprozess bei jedem besonderen Organismus in einer für denselben eigentümlichen Weise stattfindet und da das Protoplasma — abgesehen von dem Kern — den Schauplatz der verschiedenen Lebensvorgänge darstellt, so müssen ja die bei diesen hervortretenden Verschiedenheiten von einer verschiedenen Beschaffenheit des Protoplasmas bedingt sein (O. Hertwig).

Ungeachtet des gleichartigen Aussehens des Protoplasmas können verschiedene Zellen, als Ganzes betrachtet, doch ein sehr verschiedenes Aussehen darbieten. Dies ist teils von der äusseren Form der Zelle bedingt, die jedenfalls als etwas Sekundäres aufgefasst werden muss, teils beruht es darauf, dass verschiedene Substanzen in dem Protoplasma abgelagert worden sind, und zwar zuweilen in einer solchen Menge, dass es beim ersten Anblick erscheint, als bestehe die Zelle nur aus solchen, sonst im Protoplasma nicht vorkommenden Substanzen.

Diese Einschlüsse sind sehr verschiedener Art: Stoffe, welche von aussen in die Zelle aufgenommen werden, um daselbst weiter verarbeitet zu werden; Substanzen, die als Reservematerial für die Zellenthätigkeit in der Zelle aufgespeichert sind; Substanzen, welche durch die Zellenthätigkeit gebildet worden, um unter gewissen Umständen von der Zelle wieder abgegeben zu werden u. s. w.

Bei den meisten Pflanzenzellen ist der Zellkörper nur zum geringen Teile vom Protoplasma gefüllt. Nur diejenigen Zellen, welche an dem Vegetationspunkt der Pflanzen liegen, sind vom Protoplasma ganz gefüllt (Fig. 19). Sie sind auch verhältnismässig klein. Bei seinem Zuwachs nimmt der Zellkörper in einem viel grösseren Masse als das Protoplasma an Volumen zu, und im Protoplasma entstehen kleine Hohlräume, Vacuolen, welche mit einer Flüssigkeit, Zellsaft, gefüllt sind. Von der Protoplasmamasse, welche den Kern umgiebt, gehen Protoplasmafäden nach der Wand der Zelle und stehen mit der daselbst befindlichen zusammenhängenden Lage von Protoplasma (Primordialschlauch) in Verbindung. Diese Protoplasmamassen werden im Verhältnis zum Zellkörper um so geringer, je mehr die Zelle an Grösse zunimmt. Die Zwischenräume sind hier wieder vom Zellsaft gefüllt.

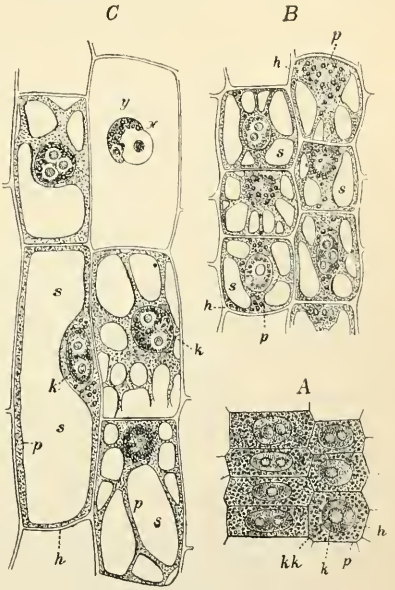
Als Einschlüsse enthält das Protoplasma der grünen Pflanzenzellen vor allem Chlorophyllkörper und Stärkekörnchen. Erstere, denen die Pflanzenzellen ihre grüne Farbe verdanken, haben bei der Lebensthätigkeit der Pflanzen eine ausserordentlich grosse Bedeutung, wie gleich erwähnt werden wird. Die Stärkekörnchen stellen das erste sichtbare Produkt der assimilatorischen Thätigkeit der Pflanzenzelle dar.

Ferner finden wir im Protoplasma vieler Pflanzenzellen Öltropfen, die aus Eiweiss bestehenden Aleuronkörnchen (in den Zellen der Pflanzensamen), Krystalle von Kalkoxalat u. s. w.

In der Regel bestehen die tierischen Zellen ganz aus Protoplasma und enthalten fremde Substanzen nur in verhältnis-

mässig geringer Menge; sie sind also den jungen Pflanzenzellen wesentlich ähnlich. Auf der anderen Seite finden sich aber unter den tierischen Zellen auch solche, bei welchen das Protoplasma von fremden Stoffen fast verdrängt ist. Dies ist z. B. mit den Fettzellen, in welchen die Hauptmasse des im Körper befindlichen Fettes abgelagert ist, der Fall. Ebenso enthalten die Eier im Eidotter (Nahrungsdotter) eine zuweilen sehr reichliche Menge von Eiweiss, Lecithin und Fett, die als Nahrung des sich entwickelnden Embryos dienen soll.

Als Einschlüsse, welche in weniger reichlicher Menge in den tierischen Zellen vorkommen, finden wir Fetttröpfchen in den Zellen der Milchdrüsen und in den Zellen der Darmschleimhaut während der Verdauung, Pigmentkörnchen in den Pigmentzellen der Haut und der Chorioidea, Glykogenkörnchen in den Leberzellen u. s. w. Ferner finden wir in den nackten Zellen, welche aus dem umgebenden Medium feste Stoffe aufnehmen können, nicht selten kleine Algen, Bakterien, Infusorien u. dergl. (vgl. Figg. 20, 22, 23), die zur Ernährung der Zelle dienen, sowie nach beendigter Verdauung Schalen, Skelette und Hülsen derselben. Auch kleine mit Flüssigkeit gefüllte Hohlräume, Vacuolen, werden im Protoplasma der tierischen Zellen nicht vermisst. Unter diesen sind besonders zu erwähnen die sogen. kontraktilen Vacuolen, Flüssigkeitstropfen, die durch Kontraktion der sie umgebenden Protoplasmaschicht in das umgebende Protoplasma hineingepresst werden, um sich beim Aufhören der Kontraktion wieder an der früheren Stelle zu sammeln.



Figur 19. Parenchymzellen aus der mittleren Schicht der Wurzelrinde von Fritillaria imperialis; Längsschnitt, nach Sachs. *A*, dicht über der Wurzelspitze liegende, sehr junge Zellen, noch ohne Zellsaft; *B*, die gleichnamigen Zellen etwa 2 mm über der Wurzelspitze; der Zellsaft (*s*) bildet im Protoplasma (*p*) einzelne Tropfen, zwischen denen Protoplasmawände liegen; *C*, die gleichnamigen Zellen etwa 7—8 mm über der Wurzelspitze. Die Zelle rechts oben durch den Schnitt geöffnet; der Zellkern lässt unter dem Einfluss des eindringenden Wassers eine eigentümliche Quellungserscheinung wahrnehmen (*x y*). *k*, Kern; *kk*, Kernkörper; *h*, Membran.

Endlich begegnet man im Protoplasma tierischer Zellen Pflanzenzellen, Algen, welche ihrem Wirt nicht als Ernährungsmaterial dienen, sondern mit ihm zusammen leben (Symbiose) und für sein Leben von grösster Bedeutung sind, indem sie durch die Thätigkeit ihrer Chlorophyllkörper ihm den nötigen Sauerstoff liefern, wodurch er von dem Sauerstoffgehalt des umgebenden Mediums unabhängig wird.

Die jetzt besprochenen Einschlüsse gehören mit Ausnahme der Chlorophyllkörper nicht der lebendigen Substanz der Zelle an, obgleich sie in vielen Beziehungen für das Leben und die Thätigkeit der lebendigen Substanz von sehr grosser Bedeutung sind und der Zelle oft ein ganz charakteristisches Aussehen erteilen.

In den letzten Jahren hat man mit grossem Eifer die Frage erörtert, inwiefern auch beim Protoplasma an sich eine feinere Struktur nachgewiesen werden kann, und in dieser Hinsicht mehrere verschiedene Ansichten verfochten.

Da diese in vielen Beziehungen unvermittelt einander gegenüberstehen, würde ihre Besprechung hier einen zu grossen Raum beanspruchen, und wir müssen sie daher übergehen.

Das gleiche müssen wir auch in Bezug auf den feineren Bau des Zellkerns und auf den sogen. Centralkörper thun, da das bis jetzt über diese Gebilde Ermittelte in den Lehrbüchern der Gewebelehre eine ausführlichere Darstellung gefunden hat, als hier möglich sein könnte. Aus diesem Grunde müssen wir auch die bei der Zellvermehrung in dem Kern stattfindenden Vorgänge hier unberücksichtigt lassen.

Bei den früheren Darstellungen der Zelllehre spielte die Zellmembran eine sehr hervorragende Rolle. Es dauerte jedoch nicht lange, bis man einsah, dass sie in der That nur eine untergeordnete Bedeutung hatte. Sie findet sich indessen bei vielen Zellen. Fast alle pflanzliche Zellen haben schon in ihrem jüngsten Entwicklungszustande eine besondere Membran, die beim Zuwachs der Zelle an Grösse und Dicke immer mehr zunimmt. Nach den jetzigen Ansichten ist sie ein Umwandlungsprodukt der äussersten Schicht des Zellprotoplasmas oder stellt ein Absonderungsprodukt derselben dar. Nur bei wenigen tierischen Zellen kommt eine wirkliche Zellmembran vor. Hierher gehören die Zona pellucida der Eizelle, die Membran der Fettzellen sowie wahrscheinlich das Sarkolemma der Muskelfasern. An den anderen tierischen Zellen hat man keine wirkliche Membran nachweisen können, dagegen ist bei ihnen die äusserste Schicht des Protoplasmas fester und elastischer als die inneren Teile desselben und wird daher zu einem gewissen Grade die Zelle in gleicher Weise als die Membran der soeben besprochenen Zellen schützen können. Über die physiologische Bedeutung der Zellmembran und der Grenzschicht vgl. unten.

e. Die Lebensthätigkeit der Elementarorganismen.

Die Lebensthätigkeit sämtlicher, sowohl pflanzlicher als tierischer Zellen setzt sich aus zwei entgegengesetzten Prozessen zusammen: der Assimilation und der Dissimilation.

Als Assimilation bezeichnen wir hier alle die in der Zelle oder unter ihrer Mitwirkung stattfindenden synthetischen Prozesse, welcher Art sie auch sein mögen; als Dissimilation alle in den Zellen oder durch dieselben stattfindenden Zersetzungsprozesse.

Die Assimilation ist zweierlei Art, nämlich teils Zuwachs von Protoplasma, d. h. Neubildung von lebendiger Substanz, teils Synthesen neuer Substanzen, ohne dass diese in lebendiges Protoplasma übergeführt werden.

Unsere Kenntnisse von dem Zuwachs des Protoplasmas sind noch äusserst mangelhaft. Wir können allerdings beobachten, wie die Zelle an Grösse zunimmt, wie sie, nachdem sie eine gewisse Grösse erlangt hat, sich vermehrt — der innere Mechanismus dieser Vorgänge ist uns aber noch gänzlich unbekannt.

Etwas befriedigender sind unsere Kenntnisse von den durch die Zellen bewirkten Synthesen organischer, nicht lebendiger Substanz, und hierbei ist ganz besonders die wichtigste aller dieser Synthesen, die Bildung der Stärke in den grünen Pflanzenteilen, ziemlich genau bekannt, obwohl auch hier noch vieles ganz dunkel ist.

In den Pflanzenzellen finden sich in der Nähe des Kerns konstant kleine, farblose, stark lichtbrechende Gebilde von meist ovaler oder elliptischer Form vor. Diese heissen Trophoplasten und entstehen immer aus schon vorhandenen Trophoplasten durch Teilung, ähnlich wie die Kerne und die Centralkörper. Diese Gebilde erzeugen in sich das Chlorophyll.

Die von Ingenhouss, Senebier und de Saussure entdeckte Eigenschaft der Pflanzen, die Kohlensäure zu reduzieren, ist von dem Chlorophyll abhängig. Die Reduktion findet unter der Mitwirkung der Sonnenstrahlen statt, und als erstes sichtbares Produkt dieser Synthese erscheint die Stärke, welche sich in den Chlorophyllkörpern in Form kleiner, stark lichtbrechender Körnchen ablagert (Julius Sachs).

Die Stärke dient als Ausgangspunkt bei allen weiteren synthetischen Prozessen im Pflanzenkörper. Durch Spaltung und Hydratation entstehen daraus die Zuckerarten, welche beim Transport der Kohlehydrate innerhalb des Pflanzenkörpers und bei den weiteren synthetischen Prozessen von grösster Bedeutung sind. Aus der Stärke werden ferner die Pflanzenfette gebildet. Endlich ist sie auch bei der Synthese der Eiweisskörper in den Pflanzen beteiligt.

Die Eiweisskörper enthalten ausser den in der Stärke enthaltenen Elementen, Kohlenstoff, Wasserstoff und Sauerstoff, noch Stickstoff und Schwefel (einige auch Phosphor). Diese Elemente erhält die Pflanze aus dem Boden in Form von salpetersauren und schwefelsauren Salzen. Durch Reduktionsprozesse werden aus diesen der Stickstoff und Schwefel erhalten und mit den Elementen der Kohlehydrate zum Eiweiss synthetisiert. Es ist möglich, dass das Asparagin, $C_4H_8N_2O_3$, bei dieser Synthese eine Zwischenstufe ausmacht. Wie diese Prozesse stattfinden, darüber wissen wir zur Zeit noch nichts. Aus dem so gebildeten Eiweiss wird dann endlich das lebendige Protoplasma gebildet.

Zur Entwicklung der chlorophyllhaltigen Pflanzen gehören noch einige andere mineralische Bestandteile, vor allem Eisen, das zur Bildung des Chlorophylls notwendig ist, Kali und Magnesia, die, wie man glaubt, bei der Assimilation und bei den Synthesen eine hervorragende Rolle spielen, Kalk, der für den Transport und die Bindung schädlicher Nebenprodukte des Stoffwechsels (Oxalsäure) sehr wichtig ist u. s. w.

Dagegen braucht die Pflanze keine organischen Nahrungsstoffe. Wenn die Wurzel eines Maiskorns, das man in Wasser zum Keimen gebracht hat, in ein Gefäss mit einer künstlichen Nährlösung (1‰ salpetersaures Kali, je 0.5‰ Chlornatrium, schwefelsaurer Kalk, schwefelsaure Magnesia, phosphorsaurer Kalk, sowie 0.005‰ schwefelsaures Eisenoxydul) gebracht wird, während die oberirdischen Teile in die Luft ragen, so wächst die Pflanze, da ja die Luft immer Kohlensäure enthält, ganz ausgezeichnet, entwickelt sich zu einer grossen Maisstaude, treibt Blüten und bringt Samen.

Zu gleicher Zeit giebt die Pflanze den bei der Reduktion der Kohlensäure freigemachten Sauerstoff ab, und wenn sie in einem abgeschlossenen Raume wächst, so nimmt die Kohlensäuremenge der abgesperrten Luft immer ab und die Sauerstoffmenge immer zu.

Die Aufnahme von Stickstoff und seine Überführung in organische Verbindungen kann bei gewissen Pflanzen auch aus freiem Stickstoff erfolgen. Es giebt eine Bakterienart, Clostridium Pasteurianum, welche aus der Atmosphäre Stickstoff aufnimmt und in organische Verbindungen überführt (Winogradsky). Andere Bakterien, welche an den Wurzeln der Leguminosen eigenartige Auswüchse, die sogen. Wurzelknollen bilden, haben die Fähigkeit, den freien Stickstoff in solche Verbindungen (Amide?) überzuführen, welche nicht nur ihnen selbst, sondern auch höheren Pflanzen unmittelbar als Stickstoffnahrung dienen können (Hellriegel).

Nur die chlorophyllhaltigen Pflanzen besitzen das Vermögen, sich ausschliesslich von rein anorganischen Substanzen zu ernähren. Die chlorophyllfreien Teile solcher Pflanzen erhalten ihre Kohlehydrate wenigstens aus den chlorophyllhaltigen Teilen. Diejenigen Pflanzen, welche, wie die Pilze, gar kein Chlorophyll enthalten, müssen zu ihrer Nahrung schon fertiggebildete organische Substanzen erhalten, und dies ist auch bei sämtlichen Tieren der Fall.

Der Beginn der in der Natur stattfindenden organischen Synthesen ist also die durch die Sonnenstrahlen bewirkte Stärkebildung in den grünen Pflanzenteilen. Die dadurch aufgespeicherte Energie wird bei sämtlichen weiteren Prozessen im Pflanzenkörper verwendet. Bei den chlorophyllfreien Pflanzen und Pflanzenteilen, sowie bei den Tieren finden sämtliche Lebensvorgänge auf Kosten der in den grünen Pflanzenteilen gebildeten Stoffe direkt oder indirekt statt. Die grünen Pflanzen sind also die notwendige Lebensbedingung für alle übrigen lebendigen Wesen auf der Erde; da indessen Kohlensäure, salpeter- und schwefelsaure Salze ganz unabhängig von dem Lebensprozess der Tiere auf der Erde und in der Atmosphäre existieren, so brauchen die grünen Pflanzen für ihr Dasein dagegen die Tiere nicht.

Wir dürfen uns aber nicht vorstellen, dass nicht auch bei den Tieren synthetische Prozesse vorkommen sollten. Es ist allerdings wahr, dass die Tiere nicht imstande sind, aus vollständig oxydiertem Kohlenstoff (CO_2) und Wasserstoff (H_2O) kompliziertere Verbindungen zu bilden und dass der Tierkörper als Rohmaterial nur Verbindungen von einer verhältnismässig komplizierten Konstitution verwenden kann. Solche Substanzen sind vor allem Eiweisskörper, Fette und Kohlehydrate. Aus diesem Rohmaterial vermag der Tierkörper aber durch eine wirkliche Synthese viele neue Substanzen, vor allem das lebendige Protoplasma zu bilden.

Bei den Assimilationsvorgängen, welcher Art sie auch sein mögen, wird Energie aufgespeichert. Als Mass der Energie einer Substanz an und für sich dient die bei ihrer Verbrennung entwickelte Wärme-

menge. Kohlensäure und Wasser sind keine brennbaren Stoffe; die Stärke kann aber schon eine sehr erhebliche Wärmemenge erzeugen, besitzt also eine gewisse Quantität potentieller Energie und zwar entwickelt 1 g Stärke bei der Verbrennung etwa 4.1 WE[1]. Diese potentielle Energie stammt aus den Sonnenstrahlen, deren aktuelle Energie unter der Mitwirkung des Chlorophylls in die potentielle Energie der Stärke umgewandelt worden ist. Dieselbe Aufspeicherung von potentieller Energie findet nun bei jeder wirklichen Synthese statt, d. h. überall, wo die bei einer chemischen Reaktion entstandene Substanzmenge einen grösseren Wärmewert repräsentiert als die bei Beginn der Reaktion vorhandenen Stoffe.

Wenn nun eine solche Synthese in einer lebendigen Zelle stattfindet und die dazu notwendige Energie nicht wie bei der Stärkebildung von aussen zugeführt wird, so muss die Zelle selbst die dazu notwendige Energie liefern. Oder mit anderen Worten: bei allen synthetischen Prozessen, welche sich ohne die Mitwirkung der Sonnenstrahlen in den Pflanzen- oder Tierzellen vollziehen, wird die der Zelle in einer oder anderer Weise zur Verfügung stehende potentielle Energie in die potentielle Energie der neugebildeten Substanz umgewandelt.

Die Dissimilationsprozesse stellen die Quelle der Produktion von aktueller Energie seitens der Zellen dar. Diese Prozesse sind überall, sowohl bei pflanzlichen als bei tierischen Zellen prinzipiell ganz übereinstimmend und bestehen in einer Zersetzung komplizierter Moleküle. Inwiefern diese Zersetzung die lebendige Substanz der Zelle oder die unbelebten Zelleinschlüsse trifft, kann noch nicht ganz bestimmt entschieden werden. Bei der Darstellung des allgemeinen Stoffwechsels werden wir Gelegenheit finden, diese Frage etwas eingehender zu erörtern.

Die betreffende Zersetzung ist in der Mehrzahl der Fälle eine Oxydation, also eine Verbrennung (Lavoisier 1777). Dies wird dadurch bewiesen, dass sämtliche Tiere bei Sauerstoffmangel binnen kurzem zu Grunde gehen, sowie dass sie Kohlensäure produzieren. Da die Pflanze unter der Einwirkung von Sonnenstrahlen die Kohlensäure zu reduzieren vermag und den Sauerstoff daraus freimacht, folgt, dass unter geeigneten Umständen Pflanzen und Tiere, wenn sie zusammen in einem abgeschlossenen Raum gehalten werden, am Leben bleiben können, denn die von den Tieren gebildete Kohlensäure wird von den Pflanzen unter Sauerstoffabgabe reduziert, und so bekommt das Tier Sauerstoff und die Pflanze Kohlensäure.

Jedoch dürfen wir uns nicht vorstellen, dass die Pflanze gar keine Kohlensäure bildet. Im Gegenteil verhält sich das Pflanzenprotoplasma bei seiner Produktion von aktueller Energie ganz wie das tierische Protoplasma und erzeugt ganz wie dasselbe Kohlen-

[1]) 1WE = die zur Erwärmung von 1 kg Wasser von 0 bis 1° C. notwendige Wärmemenge.

säure. Nur wird bei den grünen Pflanzen im Licht die Kohlensäurebildung durch die gleichzeitig stattfindende, viel umfangreichere Reduktion der Kohlensäure verdeckt; sie tritt aber im Dunkel, wo die Reduktionsprozesse aufgehoben sind, in ihrer vollen Deutlichkeit hervor.

Die betreffende Zersetzung geschieht nicht in der Weise, dass die brennbaren Substanzen in ihre Schlussprodukte unmittelbar übergehen, sondern die zusammengesetzten organischen Moleküle werden allmählich in weniger zusammengesetzte gespaltet, wobei wahrscheinlich Oxydations- und Reduktionsprozesse in rascher Aufeinanderfolge stattfinden (Drechsel). Endlich werden diese intermediären Zersetzungsprodukte in diejenigen Substanzen verwandelt, welche als Schlussprodukte des Stoffwechsels den Körper verlassen.

Endlich regelt die lebendige Zelle selber die Grösse des Sauerstoffverbrauches, und die tierische Verbrennung ist innerhalb weiter Grenzen vollkommen unabhängig von dem Partialdruck des (neutralen) Sauerstoffs (Pflüger).

Bei Mangel an freiem Sauerstoff vermag das Protoplasma, wenn auch nur für eine verhältnismässig kurze Zeit, durch Entziehung von Sauerstoff aus Verbindungen, welche Sauerstoff locker gebunden halten, aktuelle Energie zu entwickeln. Beispiele haben wir bei den Myxomyceten, welche ihre Bewegungen in sauerstofffreien Medien erst nach drei Stunden einstellen; bei den Flimmerzellen, welche noch länger ohne Sauerstoff fortzuleben imstande sind; bei den Muskeln, welche sogar im Vacuum Kohlensäure bei ihrer Kontraktion abgeben (Hermann); u. s. w.

Einer der schönsten hierhergehörigen Versuche ist der folgende, den wir Pflüger verdanken. Um 2 Uhr 44 Minuten nachm. wurden zwei Frösche in eine etwa auf 0° C. abgekühlte Atmosphäre gebracht, von welcher jede Spur von Sauerstoff auf das sorgfältigste entfernt worden war. Um 3 Uhr zeigen sie die entschiedenste Atemnot, aber keine Krämpfe. Alsbald sitzen sie absolut bewegungslos, aber so still, als wollten sie durch Vermeiden jeder Bewegung das Sauerstoffbedürfnis nicht vermehren. Von Zeit zu Zeit wandern sie, stellen sich auf und öffnen die Mäuler. Abends 8 Uhr sind sie noch ruhiger geworden und sichtlich sehr matt, zeigen aber bei Reizung mittelst eines Drahtes die unzweideutigsten Zeichen der Integrität. Am folgenden Morgen um 9 Uhr liegen die Frösche wie Leichen bewegungslos in ihrem Gefängnis. Selbst die heftigsten Hautreize bringen keine Spur einer Reaktion hervor; auch ist keine Spur einer Atembewegung vorhanden. Um 10 Uhr verliessen die Frösche nach 17stündiger Entbehrung des Sauerstoffes ihr Gefängnis. Als nach zwei Stunden Aufenthalt in atmosphärischer Luft und oft wiederholtem Lufteinblasen noch immer kein Lebenszeichen zurückkehren wollte, öffnete Pflüger bei dem einen Frosche die Brusthöhle und fand, wie das Herz mit grosser Energie schlug und wie die Arterien wundervoll hellrotes Blut enthielten. Trotzdem war es überall still. Erst gegen 3 Uhr fingen die Muskelbewegungen wieder an; allmählich kehrten die Reflexerregbarkeit, die spontanen Atembewegungen u. s. w. zurück. Die kombinierten Bewegungen aber, welche unter der Mitwirkung der höchsten Nervencentren stattfinden, kamen nicht mehr zum Vorschein.

Gewisse Organismen niedrigster Ordnung, besonders aus der Gruppe der Bakterien, sollen nur unter Abschluss von Sauerstoff dauernd leben können (anaërobe Bakterien, Pasteur). Da man nicht gut annehmen kann, dass sie wirklich ohne Sauerstoff leben können, scheint vorläufig nichts anderes als die Annahme übrig zu bleiben, dass sie den Sauerstoff aus festen chemischen Verbindungen zu entnehmen imstande sind. Nähere Untersuchungen über diese Frage sind aber dringend notwendig, bevor wir uns eine genügende theoretische Vorstellung hierüber bilden können.

Man hat versucht, den durch die Gewebe eingeleiteten oxydativen Spaltungen eine eingehendere theoretische Deutung zu erteilen und hat in dieser Hinsicht mehrere Hypothesen aufgestellt, indem man sich teils vorgestellt hat, dass die Wirkung der tierischen Gewebe bei den physiologischen Oxydationsprozessen in einer Steigerung der oxydierenden Thätigkeit des Sauerstoffes bestehe, teils angenommen, dass die Gewebe bei der Vermittlung der Oxydation nicht auf den Sauerstoff, sondern auf die oxydierbaren Substanzen einwirken, indem sie diese Substanzen jenem zugänglicher machen.

Wie man diese Hypothesen in Einzelheiten entwickelt hat, kann hier nicht dargestellt werden, da sie, so wie sie bis jetzt vorliegen, noch lange nicht die zu deutenden Thatsachen erklären können. Es mag nur erwähnt werden, dass man sowohl aus frischen als aus toten und in Alkohol gehärteten Organen durch Wasser eine Substanz ausziehen kann, welche gewisse Stoffe, wie Benzylalkohol, Salicylaldehyd und Glukose oxydiert (Jaquet). Welcher Art diese Substanz ist, darüber weiss man noch nichts Sicheres; auch lässt sich vorläufig nichts darüber sagen, welche Bedeutung sie bei den physiologischen Prozessen haben mag. Dass diese jedenfalls nur eine sekundäre sein kann, scheint daraus zur Genüge hervorzugehen, dass die Quantität derselben oder richtiger die in der eben erwähnten Weise bestimmte oxydierende Funktion bei den drüsigen Organen (Milz, Leber, Thyreoidea, Nieren u. s. w.) beträchtlich grösser ist als bei den Muskeln, wo jedoch die umfangsreichste Verbrennung stattfindet.

§ 2. Die allgemeinen Lebensbedingungen.

Die Elementarorganismen sind in vielfacher Hinsicht von der Aussenwelt abhängig, und der Tod tritt ein, wenn gewisse Bedingungen nicht erfüllt sind. Zu diesen allgemeinen Lebensbedingungen gehören in erster Linie, dass die Zelle eine genügende Zufuhr von geeigneten Nahrungssubstanzen und von Sauerstoff erhält, dass das umgebende Medium eine zweckentsprechende chemische Beschaffenheit hat, sowie dass die Temperatur desselben nur innerhalb gewisser Grenzen schwankt.

a. Die Nahrung.

Über die zur Nahrung der wichtigsten Zellenarten dienenden Substanzen haben wir schon das Allgemeine kennen gelernt. Die Nahrung des tierischen Organismus werden wir später in gebührendem Umfange berücksichtigen. Hier sei nur noch darauf aufmerksam gemacht, dass es verschiedene freilebende Elementarorganismen giebt, welche sich hinsichtlich ihrer Nahrung ganz eigentümlich verhalten. Zu diesen gehören die sogen. Schwefelbakterien (Beggiatoa), die nur dann existieren können, wenn ihnen Schwefelwasserstoff zur Verfügung steht. Aus diesem bilden sie unter Oxydation des Wasserstoffes freien Schwefel, der in Form kleiner Körnchen in ihrem Leibe aufgespeichert und durch Oxydation in Schwefelsäure verwandelt wird.

b. Das umgebende Medium.

Das Medium, in welchem die Elementarorganismen leben, muss nicht allein die für den Unterhalt derselben notwendigen Nahrungsstoffe, inkl. Sauerstoff und Wasser, enthalten, es darf ausserdem hinsichtlich seiner chemischen Zusammensetzung und seiner Temperatur nur innerhalb gewisser, dem Anscheine nach in der Regel ziemlich enger Grenzen variieren.

In Bezug auf die chemische Zusammensetzung des Mediums verhalten sich verschiedene Elementarorganismen sehr verschieden. Gewisse einzellige Elementarorganismen sind für das Leben im Süsswasser, andere für das Leben im Salzwasser ein-

gerichtet. Die meisten sterben, wenn sie in destilliertes Wasser gebracht werden. Wenn das Medium, worin die Zellen leben, plötzlich und in einem höheren Grade hinsichtlich seiner Zusammensetzung verändert wird, so geht die Zelle zu Grunde. Findet dagegen die Veränderung nur allmählich und langsam statt, so kann sich die Zelle der veränderten Beschaffenheit des Mediums anpassen und am Leben bleiben. Wie weit die Veränderung schreiten darf, bis Störungen in der Lebensthätigkeit der Zelle eintreffen, hängt teils von der Beschaffenheit der Zellen ab und teils von denjenigen Stoffen, die dem Medium zugesetzt worden sind.

Bei den vielzelligen Tieren baden die Zellen in einer Flüssigkeit, der Gewebsflüssigkeit, welche das Medium darstellt, in welchem sie leben. Wenn die Gewebsflüssigkeit hierzu geeignet sein soll, muss sie vor allem alle die zur Ernährung der Elementarorganismen notwendigen Substanzen enthalten, sowie auch die sonst notwendigen Eigenschaften besitzen.

Die Gewebsflüssigkeit unterscheidet sich von denjenigen Medien, in welchen die einzelligen Wesen leben, dadurch, dass sie innerhalb des Körpers selbst eingeschlossen ist und wesentlich nur durch die Thätigkeit der Zellen gebildet wird. Auch ist die Menge der Gewebsflüssigkeit keine unbegrenzte, der Vorrat an Nahrungsstoffen und Sauerstoff, den sie zu einem bestimmten Zeitpunkt enthält, wird bald verbraucht, und statt ihrer wird sie von Zersetzungsprodukten angefüllt und überladen, welche dem Körper schädlich sind.

Um am Leben bleiben zu können, müssen die Metazoen vor allem dafür sorgen, dass die Gewebsflüssigkeit immer von normaler Beschaffenheit ist. Zu diesem Zwecke wirken sehr viele Organe des Körpers in der Weise zusammen, dass die einzelnen Organe für besondere Aufgaben besonders abgepasst sind.

Die Erfahrung zeigt nun, dass eine besondere Aufgabe im allgemeinen nicht von einem einzelnen Organe ausgeführt werden kann, sondern die Mitwirkung mehrerer Organe erfordert. Man bezeichnet als Organsystem oder Apparat alle diejenigen Organe, welche zusammen eine bestimmte Aufgabe zu lösen haben.

Damit die Gewebsflüssigkeit als Medium für die Lebensthätigkeit der Zellen dienen kann, muss sie gewisse brennbare Stoffe und mineralische Bestandteile, welche alle als Nahrungsstoffe zusammengefasst werden, sowie Sauerstoff enthalten.

Weder die Nahrungsstoffe noch der Sauerstoff kommen aber direkt in die Gewebsflüssigkeit; um dieselben zu dieser zu bringen, müssen nicht weniger als drei Organsysteme zusammenwirken, nämlich 1) der Kreislaufsapparat, 2) der Verdauungsapparat und 3) der Atmungsapparat.

Der Kreislaufsapparat hat die Aufgabe, die Gewebsflüssigkeit sowohl mit Nahrungsstoffen als mit Sauerstoff zu versehen. Dies geschieht so, dass mittelst dieses Apparates eine Flüssigkeit, das Blut, in einer ununterbrochenen Strömung durch alle Teile des Körpers getrieben wird. Das Blut enthält alles, was die Gewebsflüssigkeit zu ihrer normalen Zusammensetzung braucht. Bei seiner Strömung giebt es Stoffe an die Gewebsflüssigkeit ab und unterhält also die normale Zusammensetzung derselben.

Der Vorrat des Blutes an Nahrungsstoffen und an Sauerstoff ist natürlich keineswegs unbegrenzt, und das Blut würde also durch die stetigen Abgaben an die Gewebsflüssigkeit bald zum Unterhalt derselben untauglich werden, wenn es nicht während seines Kreislaufes durch gewisse Organe strömte, deren Aufgabe es ist, diese Verluste zu ersetzen. Diese Organe gehören dem Verdauungs- und dem Atmungsapparate an.

Der Verdauungsapparat hat die Aufgabe, die zum Unterhalt des Körpers notwendigen Nahrungsstoffe aufzunehmen und dieselben in der Weise zu verändern, dass sie in das Blut übergeführt werden können.

Durch den Atmungsapparat wird der für die Verbrennung im Körper notwendige Sauerstoff demselben zugeführt.

Die bei der Verbrennung entstandenen Zersetzungsprodukte dürfen nicht in der Gewebsflüssigkeit bleiben, weil sie den Körper schliesslich vergiften. Sie müssen also vom Körper ausgeschieden werden. Dies geschieht in der Weise, dass sie zuerst in das Blut übergehen und dann durch die Ausscheidungsorgane vom Körper abgegeben werden.

Nur durch die Zusammenwirkung dieser Organsysteme wird die Gewebsflüssigkeit hinsichtlich ihrer chemischen Zusammensetzung von der Beschaffenheit, dass sie ihre Aufgabe erfüllen kann.

Damit aber alle diese, für das Leben notwendigen Verrichtungen in einer solchen Weise stattfinden sollen, dass sie zum richtigen Ziel führen, unterliegen sie sämtlich dem Einfluss des Nervensystems, dessen wichtigste Aufgabe es ist, die Organe zu beherrschen und ihre Leistungen zu regulieren.

Durch den Einfluss des Nervensystems wird ferner bei den sogen. warmblütigen Tieren eine konstante Körpertemperatur, d. h. eine konstante Temperatur der Gewebsflüssigkeit zuwege gebracht. Ein besonderes Organsystem für die Unterhaltung der Körpertemperatur findet sich allerdings nicht, sondern die verschiedenen Körperteile wirken, wenn auch in verschiedenem Grade, zu diesem Resultate zusammen. Jedoch können wir sagen, dass die Muskeln hierbei die wichtigste Rolle spielen.

c. Die Temperatur.

Die Temperatur übt einen sehr grossen Einfluss auf die Lebensthätigkeit der Elementarorganismen aus, und wir können fast behaupten, dass für jede Zelle eine bestimmte Temperatur die günstigste ist. Allerdings vermögen die Zellen Temperaturschwankungen gewissen Umfanges zu ertragen, einige Zellen sind in dieser Hinsicht sehr wenig empfindlich, andere dagegen von der Temperatur in hohem Grade abhängig, für alle Zellen gilt es aber als Regel, dass sie zu Grunde gehen, wenn die Temperatur des umgebenden Mediums gewisse Grenzen überschreitet.

Für die meisten tierischen und pflanzlichen Zellen ist die obere Grenze der mit dem Leben noch vereinbaren Temperatur etwa 40 bis 47° C. Sie sterben, auch wenn sie nur kurze Zeit einer etwas höheren Temperatur ausgesetzt werden. Dies ist zum Teil wenigstens von einer bei dieser Temperatur stattfindenden Gerinnung abhängig. Jedoch finden sich Elementarorganismen, welche eine bedeutend höhere Temperatur ertragen, ohne zu Grunde zu gehen. In den heissen Quellen von Ischia leben Algen bei einer Temperatur von 53° C., und es wird angegeben, dass daselbst zwischen Filzen von Oscillarien ciliate Infusorien und Rotatorien bei einer Temperatur von 81—85° C. leben (Ehrenberg). Noch weit höhere Temperaturen ertragen die Sporen gewisser Bakterien. Trockene Hitze von 140° C. vernichtet erst bei dreistündiger Einwirkung mit Sicherheit ihr Leben.

In Bezug auf die niedere Grenze der mit dem Leben vereinbaren Temperatur hat man gefunden, dass Amöben, auf Eis gelegt, allerdings ihre Bewegungen einstellen und schliesslich vollständig regungslos liegen bleiben, nach Erhöhung der Temperatur aber wieder anfangen, sich zu bewegen. Wenn sie aber im Wassertropfen selbst einfrieren, so bleiben sie nach Erwärmen vollständig regungslos und sind also tot.

Indessen ist eine Temperatur unter 0° C. für die Elementarorganismen nicht absolut tötlich. Pictet hat nämlich mit voller

Sicherheit beobachtet, dass Fische, welche in einem Eisblock auf — 15° C. abgekühlt wurden, nach vorsichtiger Erwärmung dennoch am Leben blieben, obwohl ihre Versuchsgenossen sich wie das Eis selbst zu Pulver zerstampfen liessen. Dagegen gingen die Fische bei einer Abkühlung auf — 20° C. zu Grunde. Frösche ertrugen eine Temperatur von — 28° C., Tausendfüsser von — 50° C. ohne zu sterben, ja Bakterien können eine Temperatur von — 200° C. überstehen.

Von vornherein sollte man glauben, dass das Leben bei einer so niedrigen Temperatur, dass das Protoplasma erstarrt, temporär stillstehen müsste. Nach den soeben mitgeteilten Erfahrungen scheint dies jedoch nicht richtig zu sein, denn in diesem Falle wäre es ja ganz gleichgültig, ob die Temperatur eines erfrorenen Fisches — 15 oder — 20° C. ist, und dennoch kann der Fisch nach Abkühlung auf — 15° am Leben bleiben, während er nach Abkühlung auf — 20° stirbt. Stände das Leben wirklich absolut still, so wäre es schwer zu verstehen, weshalb ein weiteres Sinken der Temperatur noch von Einfluss sein sollte. Jedenfalls sind aber bei diesen niedrigen Temperaturen die Lebensvorgänge auf ein geringes Minimum reduziert.

Auch durch Wasserentziehung kommt bei gewissen Organismen derselbe Stillstand des Lebens zum Vorschein. So ist es ganz sicher, dass manche Pflanzensamen, wenn sie völlig trocken aufbewahrt werden, hundert, ja sogar zweihundert Jahre ihre Keimfähigkeit beibehalten können. Rotatorien und Tardigraden können durch Eintrocknen ihr Wasser ganz verlieren und sich zu runzeligen Massen umbilden, welche die Form des Tieres zur Unkenntlichkeit verändern. Hat das Eintrocknen mit nötiger Sorgfalt stattgefunden, so kann man durch Zufuhr von Wasser die Tiere wieder beleben. Ähnlichen Erscheinungen begegnen wir noch bei einer grossen Menge verschiedener niedriger Organismen, wie Anguilluliden, Infusorien, Amöben und Bakterien.

Wenn die chemische Zusammensetzung oder die Temperatur des umgebenden Mediums verändert wird und die Elementarorganismen dennoch am Leben bleiben, so können verschiedene Veränderungen in ihren Eigenschaften auftreten, welche besonders bei den pathogenen Mikroorganismen eine ausserordentlich grosse Bedeutung haben, indem dabei der Grad ihrer Virulenz gesteigert oder geschwächt werden kann (Pasteur). Hierauf gründen sich die von Pasteur eingeführten Schutzimpfungen. Dass bei den höchsten Tieren und dem Menschen die Eigenschaften der Elementarorganismen durch abnorme Zusammensetzung der Gewebsflüssigkeit verändert werden, geht ohne weiteres aus den Erfahrungen über die chronischen Intoxikationskrankheiten (z. B. Alkoholismus, Morphinismus) hervor.

§ 3. Die Lebenserscheinungen der Elementarorganismen.

Zu diesen gehören die Stoffaufnahme, die Verdauung, die Ausscheidung der Zersetzungsprodukte, die synthetischen Prozesse; ferner die Abgabe besonderer Sekrete, sowie endlich die Produktion aktueller Energie: Bewegung, Wärme, Licht und Elektricität.

a. Die Stoffaufnahme.

Bei den von Membranen umgebenen Elementarorganismen können nur gasförmige und in Lösung befindliche Stoffe mit der Zelle einverleibt werden.

Die bei der Aufnahme gasförmiger Stoffe stattfindenden Prozesse sind bei den Elementarorganismen an sich nur wenig bekannt, und die bei den höheren Tieren hervortretenden Erscheinungen werden wir in dem Kapitel IX näher erörtern. Über die Aufnahme von Flüssigkeiten besitzen wir, dank den Arbeiten der Pflanzenphysiologen, dagegen sehr wertvolle Kenntnisse.

Die osmotischen Erscheinungen. Wenn man über irgend eine Lösung, z. B. von Zucker in Wasser, vorsichtig eine Schicht reinen Wassers bringt, so bleibt das System nicht in diesem Zustande. Der Zucker beginnt alsbald, sich der Schwere entgegen zu erheben und in dem Wasser zu verbreiten, und die Bewegung hört erst auf wenn sich der Zucker in der gesamten Wassermenge gleichförmig verteilt hat.

Man kann diese Bewegung hemmen, indem man zwischen die Lösung und das Wasser eine Wand bringt, welche zwar das letztere, nicht aber die gelöste Substanz hindurchtreten lässt. Solche „halbdurchlässige" (semipermeable) Wände lassen sich darstellen, wenn man z. B. eine poröse Thonzelle zuerst mit einer Lösung von Kupfersulfat tränkt, sie sorgfältig ausspült und mit einer Lösung von Kaliumferrocyanid anfüllt. Es bildet sich alsdann auf und in der Thonwand eine zusammenhängende Decke von Kupferferrocyanid, durch welche man Wasser filtrieren kann; filtriert man aber eine Zuckerlösung, so erfordert dies zunächst einen viel stärkeren Druck, und was schliesslich durchgetreten ist, ist nicht Zuckerlösung, sondern reines Wasser.

Wenn man in eine derartig vorbereitete Zelle Zuckerlösung füllt und sie durch einen Pfropfen verschliesst, welcher ihren Inhalt mit einem Manometer in Verbindung zu bringen gestattet, so bemerkt man, wenn man die Zelle in reines Wasser setzt, im Innern derselben eine Zunahme des Druckes, welche bis zu einem bestimmten Maximalwert geht. Dieser stellt den osmotischen Druck der betreffenden Flüssigkeit dar.

Derselbe ist sehr bedeutend: einprocentige Zuckerlösungen geben Drucke von mehr als 50 cm Quecksilber; eine einprocentige Salpeterlösung lässt sogar den Druck auf mehr als drei Atmosphären steigen.

Um die osmotische Spannkraft verschiedener Lösungen zu bestimmen, besitzt man mehrere Methoden, unter denen die zwei folgenden hier zu erwähnen sind. Die eine gründet sich darauf, dass in einer wässerigen Lösung das Salz einen hemmenden Einfluss auf das Gefrieren des Wassers ausübt und also den Gefrierpunkt erniedrigt. Die Ursache dieser Hemmung liegt darin, dass die Salzteilchen durch die Anziehung, welche sie auf die Wasserteilchen ausüben, die letzteren verhindern, sich miteinander zu vereinigen, d. h. in festen Zustand überzugehen. Je grösser nun die Anziehung von Salz an Wasser ist, um so schwerer wird das Wasser gefrieren, und um so bedeutender wird deshalb die Abkühlung sein müssen, um letzteres zu bewirken. Die Gefrierpunkterniedrigung, die mit $\triangle$ bezeichnet wird, ist also ein Mass für die osmotische Spannkraft des Salzes. Nun gefriert eine einprocentige Na Cl-Lösung bei $-0{,}606°$ C. Die Gefrierpunkterniedrigung ist also 0.606. Findet man dann für eine unbekannte Flüssigkeit $\triangle = 0{,}303$, so entspricht deren osmotische Spannkraft der einer Na Cl-Lösung von 0,5 Procent.

Das Prinzip der zweiten Methode wird am leichtesten durch folgendes Beispiel erläutert. In ein Reagensgläschen werden 20 cem einer 1.1 procentigen Ka NO_3-Lösung gebracht und mit 5 Tropfen defibrinierten Rindsblutes vermischt. Man schüttelt und lässt die Blutkörperchen sich senken. Nach einiger Zeit hat sich eine klare, fast farblose Schicht gebildet, frei von Blutkörperchen oder Blutfarbstoff. In ein anderes Reagensgläschen werden 20 cem einer schwächeren Ka NO_3-Lösung, von z. B. 1.0 Procent gebracht und auch hier 5 Tropfen desselben Blutes hinzugethan. Auch hier senken sich die Blutkörperchen, jetzt aber ist die obere Schicht nicht farblos, sondern hat eine rote Nuance. Die Blutkörperchen haben ein wenig Farbstoff verloren.

Die Blutkörperchen enthalten in ihrem Leib Salze, welche ganz wie das Ka NO_3 in der betreffenden Lösung eine gewisse osmotische Spannkraft haben, d. h. Wasser mit einer

gewissen Stärke anziehen. Wenn dieses Anziehungsvermögen bei den Blutkörperchen und bei der dieselben umgebenden Lösung gleich gross ist, so muss natürlich ein Gleichgewichtszustand zwischen beiden stattfinden, beide sind isotonisch. Ist aber die osmotische Spannkraft der Blutkörperchen grösser als die der Lösung, so wird von jenen mehr Wasser aufgenommen als abgegeben, und bei dieser Wasseraufnahme können einige Blutkörperchen derart schwellen, dass sie ihren Farbstoff nicht mehr festhalten können: die Flüssigkeit färbt sich ein wenig rot.

Um die osmotische Spannung verschiedener Flüssigkeiten zu bestimmen, hat man also nur zu untersuchen, bei welcher Koncentration eben ein Austritt von Farbstoff aus Blutkörperchen derselben Blutprobe stattfindet: dann sind diese Lösungen isotonisch.

Die osmotische Spannung einer Lösung von mehreren Substanzen ist gleich der Summe der Spannungen der einzelnen Substanzen.

Wenn zwei Lösungen von verschieden grosser osmotischer Spannung durch eine semipermeable Membran voneinander getrennt sind, so tritt Wasser von der mit stärkerer Spannung zu der mit geringerer so lange über, bis beide isotonisch sind. Im Verhältnis zueinander werden diese Lösungen hyper-, bezw. hypisotonisch genannt.

Tote tierische und pflanzliche Membranen sind in der Regel sowohl für das Wasser als auch, obschon in geringerem Grade, für die darin gelösten Substanzen permeabel. Wenn eine solche Membran Wasser von eine wässerigen Salzlösung trennt, so tritt jenes in die Lösung hinein und Salz aus derselben heraus, bis die osmotische Spannung an beiden Seiten der Membran die gleiche geworden ist. Dasselbe ist der Fall, wenn zwei isotonische Lösungen von verschiedenen Salzen, z. B. NaCl und $NaNO_3$, durch die Membran getrennt sind: das Kochsalz geht von der einen zu der anderen über und umgekehrt, wobei die Lösungen isotonisch bleiben. Wenn sie anisotonisch sind, so findet ein Austausch von Wasser und Salzmolekülen statt, bis die Isotonie der beiden Lösungen erreicht wird.

Sind endlich eine Lösung und das Lösungsmittel durch eine Membran getrennt, die für die gelöste Substanz ebenso gut als für das Lösungsmittel durchgängig ist, so wandert die gelöste Substanz von Orten höherer Koncentration zu solchen niederer ganz in derselben Weise, als wäre keine trennende Membran vorhanden.

[Vgl. Ostwald, Allgemeine Chemie; Leipzig 1890. — Hamburger, Arch. f. pathol. Anat. Bd. 140; 1895.]

Figur 20. Gromia oviformis, nach Max Schultze. Einige der Pseudopodien haben eine Navicula ergriffen, die durch allmähliches Verkürzen der kontraktilen Fäden in die Schalenöffnung gezogen wird. $\frac{200}{1}$.

Die Membran der Pflanzenzelle ist für Gase, Wasser und Lösungen durchgängig. An der lebendigen Zelle ist die Membran von Wasser imbibiert, und alle Stoffe, welche im Wasser gelöst sind, können die Membran durchdringen und also nach der Aussenschicht des innerhalb der Membran befindlichen Zellprotoplasmas (des Primordialschlauches) gelangen.

Die Pflanzenzelle enthält, von dem Primordialschlauch umgeben, den Zellsaft, welcher eine wässerige Lösung von verschiedenen Salzen, Kohlehydraten u. s. w. darstellt. Der Primordialschlauch stellt eine semipermeable Membran dar: von den im Zellsafte gelösten Körpern lässt er nichts nach aussen durch, und sie werden im Gegenteil von dem Protoplasma, speziell von dessen Hautschichten, zurückgehalten. Hier gilt

jedoch die Ausnahme, dass bei dem Verkehr der Zellen untereinander Stoffwanderung und Stoffaustausch in reichem Masse vorkommen.

Für Wasser ist indessen das Pflanzenprotoplasma durchgängig. Wenn die Zelle von einer Lösung umspült wird, deren osmotische Spannung grösser als diejenige des Zellsaftes ist, so tritt Wasser vom Zellsaft heraus, und infolgedessen löst sich der Primordialschlauch von der Zellwand und zieht sich immer mehr zusammen (Plasmolyse). Durch Überführen in reines Wasser kann dann umgekehrt Wasser durch den Primordialschlauch hindurch wieder in den Zellsaft hineintreten und den Druck desselben, von welchem der Zellturgor bedingt ist, erhöhen.

Was nun die Stoffaufnahme von Seiten der Zelle betrifft, so lehrt uns die Erfahrung, dass der Primordialschlauch gewissen Stoffen den Eintritt vollständig verwehrt, anderen denselben leichter oder schwerer gestattet und übrigens noch im Stande ist, ihre Permeabilität für diese Stoffe nach Umständen zu verändern. Hier, bei der äusseren Hautschicht liegt also die wesentliche Entscheidung, ob ein die Zelle aussen bespülender Stoff in das Innere gelangen kann oder nicht. Bei dem Übertritt eines Stoffes aus dem Protoplasma in den Zellsaft vermag die innere Hautschicht wieder eine derartige, von der äusseren unter Umständen ganz abweichende Auswahl zu treffen. Derselbe Einfluss der Hautschichten kommt auch in Betracht beim Austritt von Stoffen aus dem Zellinneren. Hieraus scheint hervorzugehen, dass die Stoffaufnahme bei den pflanzlichen Zellen kein einfacher osmotischer Prozess ist.

Bei den einzelligen nackten Organismen, welche ja, in der Regel wenigstens, eine besondere Hautschicht besitzen, wird wohl die Stoffaufnahme aus Lösungen nach demselben Prinzip als bei dem Pflanzenprotoplasma erfolgen. Auch hinsichtlich der Zellen des Tierkörpers besitzen wir Erfahrungen, welche es sehr wahrscheinlich machen, dass hier die Stoffaufnahme von der Lebensthätigkeit der Elementarorganismen wesentlich abhängt.

Die nackten Elementarorganismen vermögen ausserdem feste Körper in ihren Leib aufzunehmen. Dies geschieht in vielen Fällen ganz einfach so, dass der Elementarorganismus Ausläufer, Pseudopodien, aussendet, welche den Nahrungskörper anfassen, ihn allmählich mehr und mehr umgeben, bis er endlich ganz vom Protoplasma umflossen und also in den Zellleib aufgenommen ist. Beispiele davon finden wir bei den Amöben und anderen Rhizopoden (Fig. 20—22), sowie bei den Leukocyten aller Tierklassen, welche ja hinsichtlich ihres Baues mit den Amöben sehr nahe übereinstimmen.

Diese Fähigkeit der Leukocyten hat für den Gesamtorganismus eine sehr grosse Bedeutung, denn überall, wo im Körper aus normalen oder pathologischen Ursachen ein Gewebszerfall stattfindet, werden die Gewebstrümmer von den Leukocyten aufgenommen und entfernt. Endlich spielen die Leukocyten auch insofern eine bedeutende Rolle, als sie krankheiterregende Bakterien, welche in den Körper hineinkommen, angreifen, auffressen und verdauen (Fig. 23) und also einen wichtigen Schutz des Körpers gegen Infektionen bilden (Metschnikoff).

Die höher organisierten, mit Wimpern und Zellmund ausgestatteten Elementarorganismen, wie die Wimperinfusorien, nehmen feste Körper in der Weise auf, dass sie durch Bewegungen der Wimpern einen Strudel erzeugen, der so gerichtet ist, dass er kleine Partikelchen in den Zellmund hineintreibt. Bei diesem Modus und anderen ähnlichen Weisen der Aufnahme von festen Körpern kann der Elementarorganismus eine wirkliche Auswahl der Nahrung treffen, wie z. B. daraus hervorgeht, dass bestimmte Rhizopoden nur bestimmte Algenzellen und keine anderen aufnehmen und fressen (vgl. Fig. 24).

Figur 21. Amoeba porrecta, nach Max Schultze. $^{330}/_{1}$.

b. Die Verdauung.

Die festen Körper, welche in solcher Weise von den Zellen aufgenommen werden, müssen verschiedene Veränderungen erleiden, damit sie der Zelle von Nutzen sein können. Dasselbe ist auch mit den gelösten Nahrungsstoffen vielfach der Fall. Man fasst alle diejenigen Prozesse, durch welche die Nahrungsstoffe in der Weise verändert werden, dass sie von der Zelle aufgenommen oder in ihr weiter bearbeitet werden können, unter dem Namen Verdauung, Digestion, zusammen.

Die von den Elementarorganismen bewirkte Verdauung ist entweder eine extra- oder intracellulare. Im ersten Falle geschieht die Verdauung unter dem Einfluss von besonderen von der Zelle gebildeten Substanzen, Enzymen, welche die Eigenschaft haben, auch dann, wenn sie in einer sehr geringen Menge anwesend sind, massenhafte chemische Veränderungen zusammengesetzter Moleküle hervorzurufen. Durch die Einwirkung der Enzyme werden vor allem Eiweiss in Albumosen und Peptone, Stärke in Zucker verwandelt und Fett in Glycerin und freie Fettsäuren gespalten (siehe Kap. VI).

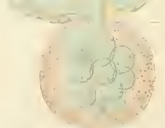
Figur 22. Amoeba polypodia, nach Max Schultze. Im Inneren des Körpers liegt eine kleine Bacillarie eingeschlossen. $^{330}/_{1}$.

Im folgenden werden wir die von den höheren Tieren gebildeten Enzyme und ihre Wirkungen näher studieren. Hier sei nur erwähnt, dass ganz entsprechende Enzyme auch bei den Pflanzen vorkommen. Die Stärke wird, behufs ihres Transports von der einen Zelle zur anderen, durch ein Ferment, die Diastase, welche aus keimenden Samen

leicht zu erhalten ist, in Zucker verwandelt. Bei den sogen. fleischfressenden Pflanzen, z. B. der Drosera, welche durch ihre Blätter Insekten fangen können, wird eine Art Verdauungsflüssigkeit abgegeben, welche das Eiweiss des Tierkörpers aufzulösen vermag. Ein ähnliches Ferment findet sich auch in Keimpflanzen, bei welchen es die im Samen abgelagerten Eiweisskörper löst, in dem Milchsaft von Carica-Arten u. s. w. Endlich wird bei fetthaltigen Pflanzensamen auch ein fettspaltendes Ferment angegeben.

Die Enzyme sind Produkte der Zellenthätigkeit, wirken aber, wenn sie einmal gebildet sind, ganz ohne die Mitwirkung der Zelle und sind selbst nur tote Stoffe. So wichtig sie auch bei den Vorgängen im Pflanzen- und Tierkörper sind, stellen sie doch nicht das einzige Mittel dar, durch welches die Elementarorganismen chemische Wirkungen ausüben können, denn dies findet in einem sehr grossen Umfang auch durch die Lebensthätigkeit der Zelle selbst statt. Durch die Hefezellen wird der in Wasser gelöste Malzzucker in Kohlensäure und Alkohol gespalten. Dies geschieht dadurch, dass zuerst der Malzzucker unter der Einwirkung eines in den Hefezellen gebildeten Enzyms in Traubenzucker verwandelt wird, wonach dieser durch die Einwirkung der Lebensthätigkeit der Hefezellen selbst in die alkoholische Gärung versetzt wird, was daraus hervorgeht, dass die Vergiftung der Hefezellen mit Chloroform oder Äther letztere Wirkung aufhebt, während die Umwandlung des Malzzuckers ungeschwächt fortgeht. Man nennt diese, unter dem Einfluss der Lebensthätigkeit der Elementarorganismen stattfindenden Veränderungen Fermentwirkungen und die dabei wirksamen Elementarorganismen Fermente.

Figur 23. Ein mit Vesuvin gefärbter Milzbrandbacill im Inneren eines farblosen Blutkörperchens vom Frosch. Die beiden Figuren zeigen die Formveränderungen einer und derselben Zelle. Nach Metschnikoff.



Figur 24. Vampyrella spirogyrae während der Nahrungsaufnahme, nach Cienkowski.

Da aber alle Elementarorganismen bei ihrer Thätigkeit eine Stoffzersetzung hervorrufen, so ist der Begriff der Fermentwirkung nicht auf die eine oder andere Erscheinung zu beschränken, sondern muss als allgemeines Charakteristikum sämtlicher lebendiger Zellen bezeichnet werden. Dieser Begriff ist also im grossen und ganzen nichts anderes als ein anderer Name für die dissimilatorischen Prozesse, welche von den Elementarorganismen hervorgerufen werden. Die dabei gebildeten Stoffe sind also ganz einfach die bei der Lebensthätigkeit entstehenden Zersetzungsprodukte.

Diese sind aber ihrer chemischen Beschaffenheit nach bei verschiedenen lebendigen Wesen sehr verschieden. Die Hefezellen erzeugen als Stoffwechselprodukte vor allem Kohlensäure und Alkohol. Die Stoffwechselprodukte der Bakterien sind vielfach sehr giftig und rufen eine Menge von Erkrankungen hervor, und zwar begegnen wir auch hier der Thatsache, dass verschiedene Arten verschiedene giftige Substanzen, Toxine,

produzieren. Die wichtigsten Produkte des menschlichen Stoffwechsels sind Kohlensäure, Wasser und Harnstoff, wozu aber noch andere Stoffe, die im folgenden näher zu studieren sind, gebildet werden.

Allen Elementarorganismen gemeinsam ist, dass die bei ihrem Stoffwechsel erzeugten Produkte für die betreffenden Elementarorganismen selbst schädlich, ja sogar, wenn sie in grösserer Menge zurückgehalten werden, tötlich sind. Daher können weder Hefezellen noch Bakterien, auch wenn sich kein Mangel an Nahrungsstoffen vorfindet, in einer und derselben Lösung dauernd am Leben bleiben, wenn nicht dafür gesorgt wird, dass die Zersetzungsprodukte aus der Lösung entfernt werden.

Auch die Leistungsfähigkeit der Enzyme wird durch die von denselben gebildeten Produkte herabgesetzt. Über die eigentliche Natur der Enzyme weiss man noch nichts Näheres; im allgemeinen stellt man sich vor, dass sie eine Art von Eiweisskörpern sind, doch darf dies noch lange nicht als bewiesen angesehen werden. Auch ist es bis jetzt niemand geglückt, ein Enzym chemisch rein darzustellen. Einige Autoren haben sogar angenommen, dass die Enzyme gar keine Substanzen sind und dass die ihnen zugeschriebenen Wirkungen in der That von Bewegungen irgend welcher Art hervorgerufen werden.

c. Die Abgabe der Zersetzungsprodukte.

Die Elementarorganismen können natürlich nicht die Zersetzungsprodukte aus dem Medium, in welchem sie leben, entfernen. Sie müssen sich darauf beschränken, diese Produkte aus ihrem eigenen Leibe herauszuschaffen. Die unverdaulichen Überbleibsel der geformten Nahrung, wie Schalen von Algen, Panzer von Diatomeen, Chitinmassen von Rädertierchen u. s. w., werden aus dem Zellleib in einer Weise ausgestossen, die genau das Spiegelbild ihrer Aufnahme in die Zelle darstellt. Diese Reste werden in die Nähe der Zelloberfläche gebracht, das Protoplasma weicht hier aus, der auszustossende Körper wird abgegeben, und die Zelle zieht sich von ihm zurück.

Die gasförmigen Ausscheidungsprodukte, die Kohlensäure und der Sauerstoff, werden aller Wahrscheinlichkeit nach nach den Gesetzen der Gasdiffusion abgegeben (vgl. jedoch Kap. IX).

Wie die in Lösung abzugebenden Substanzen den Zellleib verlassen, darüber wissen wir vorläufig nicht viel. Nach der Analogie mit der Art der Stoffaufnahme zu schliessen, dürfte nebst osmotischen Prozessen auch eine aktive Thätigkeit der Zelle hierbei stattfinden. Wenn die betreffenden Produkte nicht unmittelbar abgegeben werden können, geschieht es zuweilen, dass sie durch irgend welche Bindung unschädlich gemacht werden, wie z. B. die giftige Oxalsäure bei den Pflanzen sich mit Kalk zum unlöslichen und also unschädlichen Calciumoxalat verbindet.

d. Die Sekretion.

Bei den einzelligen Wesen sowie bei den mehrzelligen, obgleich bei den letzteren in einem wahrscheinlich noch höheren Grade, bilden die Zellen bei

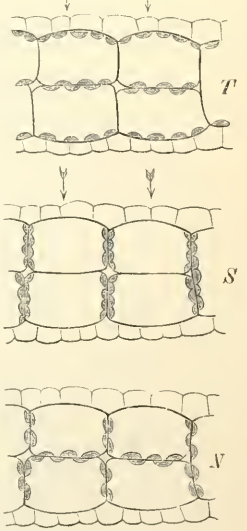
ihrer Lebensthätigkeit verschiedene Substanzen, welche teils zum Nutzen der Zelle selbst dienen, teils, wie es bei den mehrzelligen Wesen der Fall ist, den Zwecken des Gesamtkörpers notwendig sind. Wir fassen alle diese Substanzen als Sekrete auf.

Zu den Sekreten gehören die schon erwähnten Enzyme; ferner die meisten Skelettsubstanzen, wie die Chitinpanzer der Insekten, die Kalkschalen der Foraminiferen, die Zellmembranen u. s. w.; endlich die Intercellularsubstanzen, wie bei den Bindesubstanzen, dem fibrillären Bindegewebe, dem Knorpel und den Knochen. Inwiefern diese Substanzen durch eine Umwandlung des lebendigen Protoplasmas entstehen oder nur durch seine Thätigkeit produziert werden, kann noch nicht als entschieden angesehen werden. Es ist aber sehr wahrscheinlich, dass letzteres für diejenigen Gebilde wenigstens, welche aus Kieselsäure oder Calciumkarbonat gebildet sind, zutrifft, denn es lässt sich nicht leicht vorstellen, dass derartige Gebilde unmittelbar aus dem Protoplasma hervorgegangen sind. Und dann ist es ja sehr möglich, dass die übrigen der hierhergehörigen Sekrete in derselben Weise entstehen.

Die Stoffaufnahme und -Abgabe sind aber nicht die einzigen Arten, in welchen die Elementarorganismen zu der Aussenwelt in Beziehung treten; dies findet vielmehr auch durch Produktion aktueller Energie statt, worüber wir schon teilweise berichtet haben. Die von den Elementarorganismen produzierten Formen aktueller Energie sind Bewegung, Wärme, Licht und Elektricität.

e. Die Bewegungserscheinungen.

Obwohl ich von den Bewegungen der Elementarorganismen schon oben einiges zu sagen genötigt gewesen bin, so müssen wir doch, da die Bewegung eine der wichtigsten Leistungen der lebendigen Substanz ist, dieselbe hier in ihren verschiedenen Erscheinungsweisen noch näher studieren.

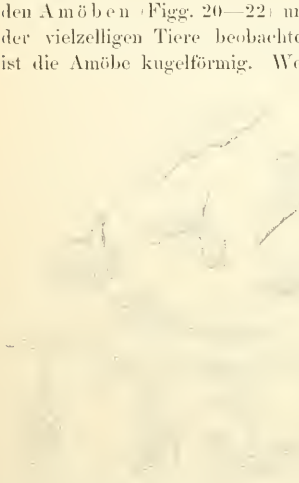


Figur 25. Wechselnde Stellung der Chlorophyllkörper in den Zellen der Lemna trisulca bei verschiedener Beleuchtung, nach Stahl.

Das in der Zellmembran eingeschlossene Protoplasma der Pflanzenzellen zeigt verschiedene Formen von Bewegungen. Diese verlaufen zum Teil sehr langsam, wie z. B. die Lageveränderungen der Chlorophyllkörper unter dem Einfluss des Lichtes (Fig. 25). Bei diffusem Tageslicht stellen sich diese nämlich so, dass sie mit ihrer grössten Fläche senkrecht gegen das Licht stehen (*T*); in direktem Sonnenlicht dagegen so, dass sie ihre schmale Kante der Lichtquelle zukehren (*S*); im Finstern kann eine dritte Stellung der Chlorophyllkörper (*N*) eintreten. Diese Bewegungen geschehen unzweifelhaft, um bei starker Beleuchtung die Pflanze vor zu intensiver Lichtwirkung zu schützen und bei mässiger Beleuchtung ihr möglichst viel Licht zuzuführen.

Ferner beobachten wir bei den Pflanzenzellen Strömungen vom Protoplasma, wie aus den Ortsveränderungen der darin eingeschlossenen Körnchen ersichtlich ist. Bei diesen Bewegungen strömen die Protoplasmateilchen entweder in verschiedener Richtung oft dicht nebeneinander her (Cirkulationsbewegung), oder ist das ausschliesslich wandständige Protoplasma in gleichsinnigem Umlauf begriffen, wobei der Kern und oft auch die Chlorophyllkörper mitgeschleppt werden (Rotationsbewegung).

In ganz entsprechender Weise tritt die einfachste Art der Protoplasmabewegung bei den nackten Elementarorganismen auf, wie sie bei den Amöben (Figg. 20—22) und den diesen ganz ähnlichen Leukocyten der vielzelligen Tiere beobachtet wird (Figg. 23, 26). Während der Ruhe ist die Amöbe kugelförmig. Wenn sie sich aber zu bewegen beginnt, treten von der Peripherie ihres Körpers ein oder mehrere Ausläufer hervor. Durch eine Art von Protoplasmaströmung fliesst nun das Protoplasma in diesem Ausläufer heraus, und der ganze Körper des Tierchens kann von diesem Ausläufer mitgeschleppt werden. Diese Ausläufer stellen aber keine präformierten Bildungen der Zelle dar, wie daraus hervorgeht, dass die Zelle von jedem Punkt ihrer Oberfläche aus solche Ausläufer auszusenden und wieder einzuziehen vermag, wobei dieselben mit dem Protoplasma der Zelle vollständig zusammenschmelzen. Sie werden daher Pseudopodien, Scheinfüsse, genannt.



Figur 26. Farbloses Blutkörperchen bei 38° C. in lebhaft kriechender Bewegung, nach Max Schultze. Die gezeichneten Formen stellen ein und dasselbe Körperchen in seinen rasch aufeinander folgenden Gestaltveränderungen dar.

Das Aussehen der Pseudopodien ist bei verschiedenen Arten von Elementarorganismen ein sehr verschiedenes. Bei den mit einem äusseren Skelett versehenen einzelligen Tieren treten die Pseudopodien durch Öffnungen des Skeletts hervor und werden ihrer Form nach natürlich von der Beschaffenheit der betreffenden Öffnungen beeinflusst (vgl. z. B. Fig. 17). Wir begegnen also bei verschiedenen derartigen Tieren kurzen, massigen oder langgestreckten, fadenförmigen, dornförmigen u. v. w. Pseudopodien, Pseudopodien, die ganz isoliert von einander verlaufen, oder solchen, die sich unter einander zu den verwickeltsten Netzwerken vereinigen.

Hinsichtlich der Bedeutung der Pseudopodien bei der Nahrungsaufnahme und bei den Ortsveränderungen muss wohl das Einziehen derselben, d. h. die Kontraktion, als die wichtigste Phase der Bewegung aufgefasst werden, denn durch dieselbe wird die eigentliche Aufgabe der Bewegung, das Hineinbringen fremder Substanzen in die Zelle, bezw. die Ortsveränderungen des Zellkörpers erzielt.

Auch bei anderen Bewegungen besteht die wichtigste Phase darin, dass sich die Oberfläche der Zelle vermindert, d. h. dass sich die Zelle kontrahiert. Hierzu gehören vor allem die Bewegungen der glatten und der quergestreiften Muskeln, welchen wir in Kapitel XV die gebührende Aufmerksamkeit widmen werden.

Auch der Leib gewisser einzelliger Organismen besitzt besonders differenzierte, kontraktile Elemente. Der Stentor z. B. besitzt in der äusseren Schicht seines Protoplasmas glatte, ungefähr parallel neben einander verlaufende Muskelfibrillen; Vorticella (Fig. 27) enthält nur einen einzigen, aus mehreren Fibrillen zusammengekitteten, glatten Muskelfaden, der als dicker Strang aus dem Körper heraustritt und, umgeben von einer elastischen Scheide, an deren Innenrand er in langgestreckten Spiraltouren angeheftet ist, dem Zellkörper als Stiel *(c)* zum Festsitzen dient. Wenn sich diese kontraktilen Fasern in Thätigkeit setzen, so werden sie, ganz wie die wirklichen Muskeln, kürzer und dicker und verändern in entsprechender Weise die Form der Zelle.

Figur 27. Vorticella, nach Verworn. *a*, ausgestreckt; *b*, kontrahiert; *c*, Stielscheide mit Muskelfaden, stark vergrössert.

Endlich kommen bei zahlreichen einzelligen Organismen sowie bei zahlreichen Zellen der vielzelligen Organismen als besondere Differenzierungen des Zellleibes die Wimper- oder Flimmerhaare vor. Diese stellen längere oder kürzere, an der Aussenfläche der Zelle befestigte und nicht wie die Pseudopodien zufällige, sondern beständige Gebilde dar, welche sich in einer stetigen Bewegung befinden und an jeder Zelle entweder allein oder in einer Mehrzahl vorkommen. Wenn die Zelle nur wenige (1—4) Haare trägt, werden diese Geisseln genannt; wenn sie in grosser Anzahl vorhanden sind, heissen sie Wimpern oder Cilien. Bei gewissen Elementarorganismen können sie nach Hunderten, ja Tausenden zu zählen sein.

Die mit Geisseln versehenen Zellen tragen dieselben entweder am vorderen oder am hinteren Ende ihres Körpers. Ersteres findet sich z. B. bei den Flagellaten, bei pflanzlichen Samenfäden, manchen Bakterienformen, sowie bei den Schwärmsporen vieler Algen und mancher Pilze vor. Bei den Bewegungen gehen die Geisseln voran und schleppen den Zellkörper hinter sich her. Wenn die Geissel, wie es bei den Samenfäden der meisten Tiere der Fall ist, am hinteren Ende des Körpers befestigt ist, stösst sie, etwa wie ein Propeller, den Körper vor sich her. Die Bewegungsformen der Geisseln sind bei verschiedenen Organismen sehr verschieden, können aber hier nicht näher dargestellt werden.

Wenn sich die Haare in beiden Richtungen mit derselben Kraft bewegten, so würde dadurch nur eine hin und her gehende Bewegung an einer und derselben Stelle und keine Ortsveränderung entstehen. Die nähere Untersuchung der Geissel- und Wimperbewegung hat indessen ergeben, dass sich die Haare immer schneller in der einen Richtung als in der

anderen bewegen, was der mechanische Erfolg der betreffenden Bewegung verständlich macht.

Bei den frei beweglichen Zellen hat die Flimmerbewegung die Aufgabe, die Ortsveränderungen der Zellen zu bewirken. Ausserdem werden durch die Flimmerbewegung die Zellen verhindert, zu Boden zu sinken, wenn sie in einer spezifisch leichteren Flüssigkeit schwimmen. Endlich dienen sie bei gewissen einzelligen Tieren zur Nahrungsaufnahme, indem sie um die Mundöffnung derselben kranzförmig gestellt sind und bei ihrer Bewegung einen Strudel im Wasser erzeugen, durch welchen feste, im Wasser suspendierte Körperchen in den Mund hinein getrieben werden.

Die die Schleimhäute der Metazoen bekleidenden Wimperzellen bewirken durch ihre Wimpern, dass kleine feste Körperchen, welche an die Schleimhautoberfläche kommen, in eine bestimmte Richtung getrieben werden. Dies spielt bei den betreffenden Thieren in vielerlei Hinsicht eine sehr wichtige Rolle.

Die Kraft der Cilien ist in Anbetracht ihrer geringen Grösse keine geringe. Die Infusorie Paramaecium, die eine Länge von 0.25 mm besitzt, vermag etwa das Neunfache ihres eigenen Körpergewichtes zu heben (Jensen). Die Flimmerzellen der Rachenschleimhaut des Frosches können in einer Ausdehnung von 1 qcm noch ein Gewicht von 336 g in horizontaler Richtung merkbar fortschieben (Wyman). Pro qcm und Minute kann dasselbe Objekt in günstigem Falle eine Arbeitsleistung von 6.8 g-mm ausführen, woraus man berechnet hat, dass jede einzelne Zelle in der Minute ihr eigenes Gewicht 4.253 m hoch zu heben vermag (Bowditch).

Alle Flimmerhaare sind auf einer protoplasmatischen Unterlage befestigt und stellen niemals Auswüchse fester Zellmembranen dar. Sehr häufig sind sie jedoch keine unmittelbaren Fortsetzungen des Protoplasmas, sondern ruhen zunächst auf einer dünnen Schicht einer glashellen Substanz, welche der Substanz der Cilien sehr nahe steht, aber nicht kontraktil zu sein scheint und wie eine Art Deckel glatt auf der nackten Oberfläche des Zellprotoplasmas liegt. Die Deckel benachbarter Zellen berühren sich so innig, dass man sie in manchen Fällen über weite Strecken abheben kann.

Die Wimpern bewegen sich nur so lange, als sie mit dem Protoplasma oder dem basalen Teil desselben zusammenhängen. Bleibt nur ein Stück des letzteren mit einem Wimperhaar in Verbindung, so bewegt sich dieses auch dann, wenn die Zelle als Ganzes zertrümmert ist. Vom Protoplasma ganz isolierte Wimpern schlagen aber nicht. Dass jedoch der Bewegungsvorgang bei gewissen Wimpern wenigstens nicht allein an der Basis derselben lokalisiert ist, geht daraus hervor, dass sich die Wimpern selbst hakenförmig krümmen können, und dass die Geisseln vielfache komplizierte Bewegungen machen (Valentin).

In den meisten Fällen geht die Flimmerbewegung vor sich, ohne irgendwie von anderen benachbarten oder entfernt liegenden Zellen beeinflusst zu werden, und die Flimmerbewegung auf den Schleimhäuten der Wirbeltiere scheint von Nerven durchaus unabhängig zu sein, wie die Flimmerzellen sich, auch wenn sie aus dem Körper herausgeschnitten sind, fortwährend bewegen (beim Menschen sogar drei Tage nach dem Tode, Valentin).

Um so merkwürdiger ist es dann, dass in einer Reihe neben einander stehender Flimmerzellen die Wimpern sich immer in einer ganz genauen Ordnungsfolge bewegen. Dies ist nicht dadurch bedingt, dass jede vorangehende Wimper durch direkte Berührung die nächstliegende zur Bewegung brächte, denn die Wimpern kommen überhaupt nicht mit einander in Berührung. Dagegen lehrt uns die Beobachtung, dass ein Schnitt durch den basalen Teil der Zelle, an welchem die Wimpern befestigt sind, den Konnex der

Bewegungen aufhebt, so dass die an jeder Seite des Schnittes liegenden Wimperreihen von nun ab unabhängig von einander schlagen, gleich wie, wie schon bemerkt, auch von der Zelle isolierte Wimpern sich bewegen (Verworn). Der basale Teil der Flimmerzelle muss also nicht allein bei der Bewegung der Wimpern, sondern auch bei ihrer Regulation eine entscheidende Rolle spielen und jede selbständige Bewegung der einzelnen Wimpern verhindern. Bei den aneinander gestellten Wimperzellen der Schleimhäute müssen wir uns vorstellen, dass die miteinander verbundenen basalen Teile die Erregung von der einen Zelle zur anderen übertragen. Wie wir sehen, bleibt hier noch viel zu erklären übrig.

Bei den lebendigen Wesen kommen noch andere Arten von Bewegungen als die schon besprochenen vor. Unter diesen seien die folgenden hier nur kurz erwähnt. Verschiedene einzellige Tiere (Radiolarien, Rhizopoden) können sich durch Veränderung ihres spezifischen Gewichtes im Wasser, wo sie leben, erheben oder senken. Arcellen und Difflugien können sich aktiv erheben, indem sie in ihrem Körper eine Kohlensäureblase entwickeln. Die Thalassicolla (Fig. 16) schwimmt an der Meeresoberfläche, weil die Vacuolen eine specifisch leichtere Flüssigkeit als das Meerwasser enthalten. Unter Umständen kann sie sich aber senken, und dies findet dadurch statt, dass die Vacuolenschicht durch Zerplatzen der Vacuolen zusammenschmilzt. Wenn diese Vacuolen dann zurückgebildet werden, steigt das Tierchen wieder in die Höhe.

Endlich kommen bei den Pflanzen durch Quellung der Zellwände, sowie durch Veränderung des Zellturgors eine Menge von Bewegungen vor, welche wir hier indessen nicht näher besprechen können.

f. Die Lichtproduktion.

Gewisse Fäulnisbakterien, die auf faulenden Seefischen und Fleisch leben, sowie gewisse Pilze und einzelne Insekten besitzen die Fähigkeit, Licht zu produzieren. An gewissen Orten leuchtet das Meereswasser; bei Filtration desselben findet man, dass die leuchtende Substanz am Filtrum bleibt, während das Filtrat nicht leuchtet. Die Ursache der Lichtentwickelung ist also eine im Meereswasser unlösliche Substanz. Die mikroskopische Untersuchung des am Filtrum bleibenden Rückstandes zeigt Millionen von leuchtenden Organismen von allen Klassen der wirbellosen Tiere.

Dass das Leuchtvermögen dieser Tiere nicht von einer Insolation herrührt, geht daraus hervor, dass diese Tiere, auch wenn sie lange Zeit in vollständigem Dunkel gehalten werden, ebenso stark leuchten wie ihre Genossen, die am Tage im Sonnenschein gewesen sind. Das Leuchten hört dagegen auf, wenn die Tiere in ein für die Atmung ungeeignetes Medium gebracht werden; es stellt also einen wirklichen Oxydationsprozess dar.

Eine nähere Untersuchung der betreffenden Erscheinung ergiebt nun, dass dieselbe von der Thätigkeit des lebendigen Protoplasmas eingeleitet wird, denn nur so lange die betreffenden Organismen am Leben bleiben, produzieren sie Licht. Bei der Bohrmuschel Pholas kann die leuchtende Substanz indessen vom Körper abgestossen werden, sie wird aber auch hier nur durch die Thätigkeit des lebendigen Protoplasmas gebildet. — Beim Leuchtkäfer, Lampyris, hat man Nervenfasern nachgewiesen, welche sich im Leuchtorgan verzweigen. Das Tierchen dämpft sein Licht beim Geräusch; hierbei beginnt die Verdunkelung an dem proximalen Ende des Leuchtorgans und schreitet von da nach seinem distalen Ende hin. Auch bei einer Krustacee, Carcinium, hat man einen entsprechenden Einfluss des Willens auf das Leuchtorgan nachgewiesen.

g. Die Wärmebildung.

Bei allen dissimilatorischen Prozessen wird Wärme gebildet, und da derartige Prozesse überall in der lebendigen Natur vorkommen, so kommt auch die Wärmebildung überall vor. Diese lässt sich aber nicht immer nachweisen: an einzelnen Elementarorganismen darum nicht, weil die gebildete Wärmemenge so gering ist, dass sie mit unseren Instrumenten nicht messbar ist; bei den Pflanzen in der Regel deshalb nicht, weil die Wärme nur so langsam gebildet wird, dass sie je nachdem sie entsteht, vom umgebenden Medium abgeleitet wird und also keine Erhöhung der Temperatur der Pflanze über die sie umgebende Temperatur zu Stande bringen kann. Hierzu kommt noch, dass die bei den Pflanzen vorkommende reiche Wasserverdunstung ihre Temperatur herabsetzt. Dasselbe ist auch bei den meisten der sogen. kaltblütigen oder poikilothermen Tiere, d. h. der Tiere, bei welchen die Körpertemperatur mit der Zu- oder Abnahme der umgebenden Temperatur steigt oder sinkt, in der Regel und zwar aus denselben Gründen wie bei den Pflanzen der Fall. Es kann sogar geschehen, dass die Temperatur eines kaltblütigen Tieres wegen Verdampfung des Wassers von seiner Körperoberfläche niedriger als die der umgebenden Luft ist. Nur bei den sogen. warmblütigen oder richtiger homoiothermen Tieren, Vögeln und Säugetieren, d. h. den Tieren, deren Körpertemperatur trotz aller Variationen der umgebenden Temperatur konstant bleibt, lässt sich die Wärmeproduktion bei der Lebensthätigkeit unmittelbar und ohne Schwierigkeit nachweisen, denn die Körpertemperatur dieser Tiere ist fast immer höher als die des Mediums, in welchem sie leben.

Dass aber sowohl bei den Pflanzen, als bei den kaltblütigen Tieren in der That Wärme gebildet wird, kann unter Umständen sehr augenfällig demonstriert werden. Bei Erbsen, die auf einem Trichter unter einer Glasglocke keimen, hat man eine Temperaturerhöhung von 1.5° C feststellen können. An den Blütenkolben der Aroïdeen hat man nicht selten eine um 15° C höhere Temperatur, als die der Umgebung nachgewiesen. Auch bei der Vergärung von Zuckerlösungen durch die Hefezellen können Temperatursteigerungen von etwa demselben Umfang auftreten.

Betreffend die Körpertemperatur kaltblütiger Tiere besitzen wir unter anderem folgende Angaben über den Überschuss der Temperatur des Tierkörpers über die der Umgebung: verschiedene Wirbellose im Wasser 0.21°—0.60° C; Regenwürmer in einem Glas 1.4° C; Bienen im Bienenstock 21° C; verschiedene Fische 2—10° C und verschiedene Amphibien und Reptilien bis zu 8.1° C. Diese Zahlen stellen aber lange nicht das Maximum des Überschusses der Körpertemperatur dar; im Gegenteil begegnet man gelegentlich viel höheren Temperaturen; so betrug die Temperatur einer auf ihren Eiern liegenden Pythonschlange 39.5° C bei einer Lufttemperatur von 22°.

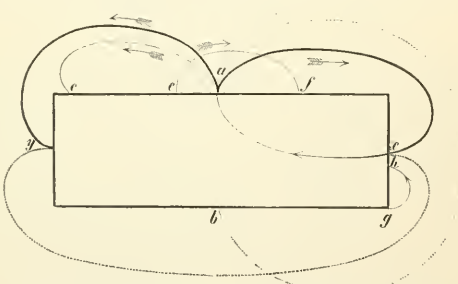
Die Körperwärme der warmblütigen Tiere werden wir in Kap. XIV näher erörtern.

h. Die Erzeugung von Elektricität.

Die ausserordentlich zahlreichen Arbeiten über die tierische Elektricität beginnen — wenn wir von den elektrischen Fischen absehen — mit der folgenschweren Beobachtung Galvanis, dass ein Froschschenkel zuckt,

wenn er an zwei Punkten mit einem Metallbogen berührt wird (20. September 1786). Aus diesem Versuch glaubte Galvani schliessen zu können, dass die Tiere eine eigentümliche Elektricität haben und dass diese bei den Leistungen des Tierkörpers eine sehr grosse Bedeutung hätte: die Physiologen glaubten ihren Traum von einer Lebenskraft mit den Händen zu greifen.

Dem Scharfsinn Voltas war es vorbehalten zu zeigen, dass jene Zuckungen von der Ungleichartigkeit der beiden den feuchten Leiter berührenden Enden des Metalles und in der dadurch bedingten Herstellung einer galvanischen Kette bedingt waren. Es stellte sich aber bei den fortgesetzten Untersuchungen heraus, dass auch im Tierkörper elektrische Spannungsdifferenzen vorkommen. Die in dieser Hinsicht geschichtlich wichtigsten Daten sind die Entdeckung des sogen. Froschstromes, d. h. eines im Frosch von den Füssen nach dem Kopfe gerichteten Stromes (Nobili 1827); der Nachweis, dass der isolierte Muskel unter bestimmten Umständen gesetzmässige Ströme giebt (Matteucci und du Bois-Reymond 1840 bis 1843); die Entdeckung der bei der Muskelthätigkeit erscheinenden Stromschwankungen (Matteucci und du Bois-Reymond 1842), sowie diejenige des Nervenstromes und dessen Schwankungen bei der Nerventhätigkeit (du Bois-Reymond 1843).



Figur 28. Schema des ruhenden Muskelstromes, nach Foster.

Das wichtigste Untersuchungsobjekt bei allen hierher gehörigen Arbeiten ist der quergestreifte Muskel gewesen. Wenn ein ausgeschnittener Muskel an zwei Stellen mit einem Galvanometer in leitende Verbindung gestellt wird, so giebt das Galvanometer in der Regel einen Ausschlag: zwischen den beiden abgeleiteten Punkten des Muskels findet sich also eine Spannungsdifferenz. Durch nähere Untersuchungen wurde festgestellt, dass sich die betreffenden Spannungsdifferenzen ganz regelmässig und zwar bei parallelfaserigen Muskeln in folgender Weise (du Bois-Reymond) gestalten (vgl. das Schema Fig. 28). Wenn man an einem solchen Muskel die Mantelfläche und den Querschnitt mit dem Galvanometer verbindet, so erhält man einen Strom, der im Muskel vom Querschnitt zur Mantelfläche gerichtet ist und zwar seine grösste Intensität erreicht, wenn die ableitenden Elektroden mit der Mitte der Mantelfläche und der Mitte des Querschnittes verbunden sind. Werden zwei asymmetrische Punkte des Querschnittes oder der Mantelfläche abgeleitet, so zeigen sich schwächere Ströme, die im Muskel von der Peripherie nach der Mitte gerichtet sind. Werden endlich symmetrische Punkte des Querschnittes oder der

Mantelfläche abgeleitet, so zeigen sich keine Spannungsdifferenzen (Fig. 28, die punktierten Linien). Hieraus folgt, dass die ganze Mantelfläche des Muskels positive, jeder Querschnitt dagegen negative Spannung besitzt.

Auf Grund dieser und anderer derartiger Erscheinungen nahm DU BOIS-REYMOND an, dass der ganze Muskel aus lauter kleinen Teilchen zusammengesetzt ist, von denen jedes elektromotorisch wirkt und zwar in gleicher Weise, wie der ganze Muskelcylinder; diese Teilchen würden aus je zwei dipolaren Hälften bestehen, welche sich ihre positiven Hälften zukehren.

Gegen diese Hypothese machte HERMANN von 1867 an schwerwiegende Bemerkungen, und sie kann jetzt nicht mehr als haltbar angesehen werden. Es zeigte sich nämlich, dass bei einem völlig unbeschädigten, ruhenden Muskel keine Spannungsdifferenzen vorkommen. Wenn man den M. gastrocnemius eines Frosches äusserst vorsichtig enthäutet und dabei peinlichst vermeidet, dass er mit dem Hautsekret in Berührung kommt, so entsteht kein oder nur ein äusserst schwacher Strom, wenn der Muskel mit dem Galvanometer verbunden wird. Wird dagegen der Muskel in der Nähe der einen Elektrode irgendwie beschädigt, so kommt fast sogleich, obwohl nach einer kurzen Entwicklungszeit, ein starker Strom zum Vorschein. — Auch das unversehrte, vorsichtig präparierte Herz ist stromlos (ENGELMANN).

Diese und andere Erfahrungen, welche wir hier nicht erörtern können, veranlassten HERMANN, zur Erklärung des ruhenden Muskelstromes eine andere Theorie aufzustellen, welche zur Zeit unter den Physiologen am allgemeinsten angenommen ist. Nach dieser Anschauung liegt die Ursache der elektrischen Spannungsdifferenz beim ruhenden Muskel gerade in der Verletzung. An partiell verletzten Muskeln verhält sich jeder Punkt des verletzten Teiles negativ gegen die Punkte der unversehrten Oberfläche, und die vorhandenen Ströme lassen sich aus dem Satze ableiten, dass in jeder verletzten Muskelfaser die Demarkationsfläche zwischen lebendem und totem Faserinhalt Sitz einer gegen den lebenden Teil gerichteten elektromotorischen Kraft ist. HERMANN bezeichnet daher den Ruhestrom als Demarkationsstrom.

Genau dieselben elektrischen Erscheinungen, wie beim ruhenden Muskel treten auch beim ruhenden Nerven hervor.

Bei der Thätigkeit des Muskels oder des Nerven erscheinen elektrische Ströme, welche mit dem funktionellen Zustand derselben aufs nächste zusammenhängen. Das allgemeine Gesetz dieser Ströme (Aktionsströme) lässt sich folgendermassen zusammenfassen: Jede erregte Stelle eines Muskels oder eines Nerven verhält sich negativ gegen den ruhenden Faserrest. Wir können also das Gesetz für die Erscheinungen des Ruhestromes und des Aktionsstromes in folgende einfache Formulierung zusammenfassen: Im Muskel wie im Nerven verhält sich jede erregte oder in irgend einer Weise beschädigte Stelle negativ elektrisch gegen jede andere Stelle, die zur Zeit in Ruhe bezw. unversehrt ist.

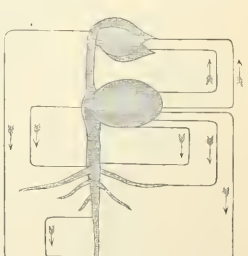
Das nähere Studium des Aktionsstromes wollen wir bis zu der Darstellung der allgemeinen Physiologie der Muskeln und der Nerven (Kap. XV) aufschieben.

Auch bei vielen anderen Geweben begegnen wir analogen, elektrischen Erscheinungen. Von besonderem Interesse sind die bei den Drüsen auftretenden Ströme. DU BOIS-REYMOND wies nach, dass die Haut der nackten Amphibien der Sitz eines von aussen nach innen gerichteten Stromes war, den er mit der diesen Thieren eigentümlichen Hautabsonderung in Verbindung stellte. Spätere Untersuchungen haben

entsprechende Ströme bei vielen anderen Objekten (Schleimhaut der Froschzunge, Rachen- und Kloakenschleimhaut des Frosches, Haut der Amphibien und Fische und des Blutigels u. s. w.) kennen gelehrt und ausserdem gezeigt, dass sie auch von den als einzelligen Drüsen aufzufassenden schleimbildenden, sowie von anderen nicht-drüsigen (Reid) Epithelien erzeugt werden. Durch verschiedene Einwirkungen, wie das sekretionserregende Gift Pilokarpin, Reizung der Schleimhaut oder der Drüsennerven, Veränderung der Temperatur, der Blutzufuhr und des Wassergehaltes wird ein bedeutender Einfluss sowohl auf die Stärke, als auf die Richtung des Stromes ausgeübt.

Bei den Säugetieren sowie beim Menschen treten entsprechende Hautströme auf. Wenn die beiden Hände oder Füsse eines Menschen symmetrisch zum Galvanometer abgeleitet werden und dann der eine Arm oder das eine Bein willkürlich bewegt wird, so giebt das Galvanometer sogleich einen Ausschlag, der nicht von der Muskelkontraktion an sich, sondern von dem dabei gleichzeitig stattfindenden Sekretionsvorgang in den Schweissdrüsen der kontrahierten Extremität bedingt ist. Der betreffende Strom geht in der Haut von aussen nach innen. Ein ganz ähnlicher, einsteigender Hautstrom wird bei der Schweisssekretion verschiedener Säugetiere beobachtet.

Wie Biedermann bemerkt, ist es bei den Epithel- und Drüsenzellen nicht möglich, eine scharfe Trennung zwischen Ruhestrom und Aktionsstrom durchzuführen, denn die betreffenden Spannungsdifferenzen sind ja hier immer der Ausdruck einer Verschiedenheit des Chemismus benachbarter Teile des lebenden Kontinuums. Von diesem Gesichtspunkte aus erscheint es daher auch völlig willkürlich, ja geradezu unrichtig, von dem Ruhestrom einer drüsigen Schleimhaut im Gegensatz zum Aktionsstrom zu sprechen, da es sich in beiden Fällen um Wirkungen handelt, welche der Fortdauer gewisser chemischer Stoffwechselprozesse an bestimmten Stellen des Zellkörpers ihre Entstehung verdanken, die durch direkte oder indirekte Reizung nur quantitativ oder qualitativ verändert werden. Im grossen Ganzen wird also der gewöhnliche einsteigende Hautstrom durch die Negativität des sich schleimig oder körnig metamorphosierenden Zellanteils gegen den noch protoplasmatischen hervorgerufen (Hermann).



Figur 29. Schema der Spannungsdifferenzen zwischen verschiedenen Teilen der Keimpflanze von Pisum sativum, nach Müller-Hettlingen.

Wie oben bemerkt, zeigt dieser einsteigende Strom unter der Einwirkung verschiedener Umstände eine vollständige Umkehr. Um diese zu deuten, bleibt wohl keine andere Annahme übrig, als die, dass eine und dieselbe Epithelzelle bald in dem einen, bald in dem anderen Sinne elektromotorisch zu wirken vermag, was wiederum darauf hinweist, dass jede Zelle als Sitz von zwei verschiedenen chemischen Prozessen (der Assimilation und Dissimilation) anzusehen ist, die, gleichzeitig vorhanden, zur Entstehung gegensinniger Spannungen führen. Die jeweils zu beobachtende Ablenkung würde demgemäss immer nur die Resultierende aus zwei antagonistischen Kräften sein (Hering, Biedermann).

Übrigens liegt es auch nahe, die betreffenden chemischen Vorgänge mit der Absonderung des Wassers einerseits und der organischen spezifischen Sekretbestandteile andererseits in Zusammenhang zu bringen (Biedermann). Etwa aus diesem Gesichtspunkte wären auch die Erfahrungen an den Verdauungsdrüsen zu deuten, wovon Näheres in Kap. VII.

Sogar bei den Pflanzen sind elektrische Ströme nachgewiesen worden. Auch hier wird, wie bei den tierischen Geweben, eine verletzte Stelle elektro-negativ gegen die unversehrte Oberfläche gefunden. Unter Umständen treten an gewissen Pflanzenteilen, in völlig unversehrtem Zustande, elektrische Wirkungen hervor, indem zwischen Zellen oder Zellterritorien eines Pflanzenorganes oder einer ganzen Pflanze, welche sich hinsichtlich ihres Chemismus verschieden verhalten, elektrische Spannungsdifferenzen auftreten. Als Beispiel davon ist die Fig. 29 mitgeteilt, welche die Spannungsdifferenzen zwischen den verschiedenen Teilen der Keimpflanze von Pisum sativum darstellt.

Von dem grössten Interesse sind vor allem die von Burdon-Sanderson am reizbaren Blatt der Dionaea muscipula (Fig. 30) ermittelten Thatsachen. Legt man Elektroden an die entgegengesetzten Enden eines frischen, unversehrten Dionaea-Blattes an, so lässt sich ein Strom konstatieren, der im Blatte selbst vom Stielende zu dem vom Stiel abgewendeten Ende fliesst; bei Ableitung von der oberen und der unteren Blattfläche zeigt sich diese in der Regel gegen jene negativ elektrisch. Unter gewissen Umständen führt das Dionaeablatt unmittelbar sichtbare Bewegungen aus, welche in einem raschen Zusammenklappen der beiden Blattflügel bestehen, wodurch angeflogene Insekten eventuell gefangen werden (vgl. Fig. 30, die zwei obersten Blätter). Mit diesen Reizbewegungen verknüpfen sich sehr bemerkenswerte elektromotorische Erscheinungen, indem bei irgend welcher Reizung des Blattes, durch eine daran kriechende Fliege, durch einen Induktionsstrom u. s. w., eine Stromschwankung auftritt, die häufig doppelsinnig ist. Wir haben also hier ganz wie bei den Muskeln Spannungsdifferenzen, welche mit der Zellthätigkeit zusammenhängen.

Ob diese elektrischen Schwankungen überhaupt irgend welche Bedeutung für die betreffenden Elementarorganismen und die aus denselben gebauten Individuen haben, darüber lässt sich zur Zeit nichts Bestimmtes sagen. Um so deutlicher liegt die Sache aber bei den schon längst bekannten elektrischen Fischen, von welchen man zur Zeit zahlreiche verschiedene Arten kennt. Unter diesen sind die Torpedineen, der Gymnotus electricus und der Malapterurus electricus in erster Linie zu nennen.

Die elektrischen Organe sind bei den meisten dieser Fische metamorphosierte Muskeln, nur bei dem Zitterwels (Malapterurus) stellt es eine Umwandlung der Hautdrüsen dar. In Ruhe ist das Organ stromlos; unter dem Einfluss des zugehörigen Nerven, sowie bei direkter Reizung entwickelt es sehr starke elektrische Ströme, deren Kraft beim Zitterrochen bis 31 Volt beträgt. Dass solche Ströme für die betreffenden Tiere im Kampf um's Dasein sehr bedeutungsvoll sein müssen, ist ohne weiteres einleuchtend. Näheres über die elektrischen Fische mitzuteilen, liegt ausser der Aufgabe dieses Buches.

§ 4. Die Einwirkung äusserer Einflüsse auf die Elementarorganismen.

a. Von den Reizmitteln im allgemeinen.

Diejenige Grundeigenschaft, aus welcher die gesamte Thätigkeit des lebendigen Protoplasmas hergeleitet werden kann, ist die Reizbarkeit, d. h. die Fähigkeit der lebendigen Substanz, unter der Einwirkung von allerlei Agentien ihren Stoffwechsel und also auch ihren Energiewechsel in der einen oder anderen Richtung zu verändern. Alle diejenigen Agentien, welche eine derartige Veränderung hervorrufen können, heissen Reize oder Reizmittel. Zu den Reizen gehören verschiedene chemische Einwirkungen, mechanische Eingriffe allerlei Art, Licht, Wärme und Elektricität.

Die durch einen Reiz bewirkte Veränderung des Stoffwechsels ist entweder dissimilatorisch oder assimilatorisch (vgl. oben S. 24). Im ersten Falle kommt es zur Produktion von aktueller Energie und der hierbei im Elementarorganismus stattfindende Vorgang wird als Erregung bezeichnet. Der Reiz kann aber auch den Stoffwechsel für eine längere oder kürzere Zeit

herabsetzen, zum Stillstand bringen oder ihn gänzlich aufheben. Man spricht dann von einer Lähmung des Elementarorganismus. Endlich kann der Reiz einen assimilatorischen Vorgang und also eine Aufspeicherung von potentieller Energie bewirken; diese Wirkung wird in vielen Fällen als trophische Wirkung bezeichnet.

Die Lähmung nimmt ihrer ganzen Natur nach den assimilatorischen wie den dissimilatorischen Reizwirkungen gegenüber eine ganz bestimmte Ausnahmestellung ein. Dagegen verlaufen an demselben Elementarorganismus assimilatorische und dissimilatorische Vorgänge vielfach einander parallel.

Figur 30. Dionaea muscipula; nach Syd Edwards.

Da unter diesen Reizwirkungen die dissimilatorischen am besten bekannt sind, ist es angezeigt, dieselben in erster Linie zu besprechen.

Allen dissimilatorischen Reizwirkungen gemeinsam ist, dass die dabei erscheinende Produktion von aktueller Energie vielmal grösser ist als die Energie des benutzten Reizes, was z. B. aus dem folgenden Versuch hervorgeht.

Ein Froschgastrocnemius wird mittelst des Schenkelbeines in einer Klemme befestigt und an sein unteres Ende ein Gewicht von 48,5 g angehängt. Der mit dem Muskel zusammenhängende Nerv wird auf eine starre Unterlage gebracht. Lässt man nun ein Gewicht von 0,485 g von 10,1 mm Höhe auf den Nerven fallen, so kontrahiert sich der

Muskel und hebt das Gewicht 3.8 mm hoch. Die vom Muskel geleistete Arbeit ist also $48.5 \times 3.8 = 184.3$ g-mm, während die lebendige Kraft des Reizes nur einer Arbeit von $0.485 \times 10.1 = 4.9$ g-mm entspricht. Die durch den Reiz hervorgerufene, mechanische Leistung des Muskels ist hier also etwa 38 mal grösser, als die lebendige Kraft des Reizes, und dennoch haben wir hier nicht die vom Muskel gleichzeitig entwickelte Wärmemenge berücksichtigt.

Ganz wie der Muskel in diesem Versuch, verhalten sich alle übrigen Elementarorganismen, wenn sie bei Reizung durch dissimilatorische Prozesse aktuelle Energie entwickeln, und Analogieen hierzu begegnen uns zahlreich in der toten Natur. Wenn z. B. ein Gewicht von 10 kg 10 m oberhalb des Fussbodens an einem Bindfaden aufgehängt ist, so repräsentiert es eine potentielle Energie von 100 kg-m. Um diese potentielle Energie in aktuelle zu verwandeln, brauchen wir nur mit einer Schere den Bindfaden zu durchschneiden, was natürlich keine Anstrengung von 100 kg-m beansprucht; dasselbe ist der Fall, wenn eine Pulvermasse mittelst eines Zündhütchens zur Explosion gebracht wird u. s. w.

Alle derartigen Vorgänge bezeichnet man als Auslösungsprozesse und versteht also unter Auslösung im allgemeinen denjenigen Anstoss, durch welchen eine Verwandlung von potentieller Energie in aktuelle erzeugt wird, wobei der Natur der Sache nach die Grösse dieses Anstosses nur sehr geringfügig zu sein braucht.

Man hat in früherer Zeit die Auslösung der Erregung im lebendigen Protoplasma nicht nur in ihrer grössten Allgemeinheit, sondern auch in Einzelheiten mit der Explosion einer explodiblen Substanz verglichen. Ein solcher Vergleich ist aber absolut unstatthaft, denn zwischen der Auslösung der Erregung z. B. im Muskel und der Explosion eines Pulverhaufens findet die sehr bedeutende Differenz statt, dass bei diesem die ganze Masse nach einem gegebenen Anstoss vollständig explodiert, während beim Muskel nach einer einmaligen Reizung immer nur eine gewisse Menge von potentieller Energie in aktuelle umgesetzt wird. Ferner ist der Umfang der Explosion einer Pulvermasse von der Stärke des Anstosses unabhängig, während beim Muskel, wie überhaupt bei der lebendigen Substanz (mit nur wenigen Ausnahmen), die Grösse der Erregung in einer nicht zu verkennenden Abhängigkeit von der Stärke des Reizes steht.

Um überhaupt eine nachweisbare Wirkung an der lebendigen Substanz hervorrufen zu können, darf der Reiz nicht zu schwach sein; erst von einem gewissen Minimum an wird der Reiz wirksam. Wenn jetzt der Reiz gesteigert wird, so steigt auch die Erregung und im allgemeinen so, dass sie bei gleichgrosser Reizzunahme um so weniger zunimmt, je stärker der Reiz ist, bis endlich bei einer gewissen Reizstärke die Erregung ein Maximum erreicht, über welches sie nicht steigen kann, auch wenn die Reizung noch so viel an Stärke zunimmt.

Eine andere, für das Verhalten des lebendigen Protoplasmas bei Reizung charakteristische Eigentümlichkeit ist seine bei verschiedenen Elementarorganismen in verschiedenem Grade entwickelte Fähigkeit, Reizwirkungen zu summieren. Wenn der belastete Muskel von einem maximalen Reiz getroffen wird, so kontrahiert er sich in einem gewissen Grade; wird er aber, bevor diese Kontraktion aufgehört hat, von einem neuen Reiz getroffen, so zieht er sich noch mehr zusammen, und bei genügend schneller Folge der Reize kann man Muskelkontraktionen erhalten, welche viel stärker sind als jede durch Einzelreize zu erhaltende Verkürzung.

Alle Erregungsvorgänge sind mit Entwicklung von Wärme und Elektricität verbunden; die anderen Formen aber, in welchen sich die dissimilatorischen Vorgänge kundgeben, sind bei den verschiedenen Elementarorganismen der Metazoën verschieden, und jeder Elementarorganismus reagiert bei jeder Art von Reizung, die überhaupt einen dissimilatorischen Vorgang auszulösen vermag, immer in einer und derselben, für ihn charakteristischen Weise. Welches Reizmittel auch zur Reizung einer Muskelzelle benutzt wird, immer entsteht eine Zusammenziehung; eine Speicheldrüse sondert bei jeder Art von Reizung Speichel ab, u. s. w. Hieraus folgt, dass wir bei der folgenden Darstellung der verschiedenen Reize auf die verschiedene Art der Thätigkeit verschiedener Elementarorganismen im allgemeinen nicht näher einzugehen brauchen.

Diejenigen Agentien, welche eine Erregung hervorrufen, verändern in der Regel auch die Erregbarkeit der lebendigen Substanz, d. h. unter ihrer Einwirkung ruft ein gegebener Reiz eine stärkere oder schwächere Erregung hervor, als wenn er nur allein für sich wirkt. Wir müssen also zwischen Erregung und Erregbarkeitsveränderung (-zunahme oder -abnahme) einen Unterschied machen. Eine Erregung findet statt, wenn ein gegebener Reiz einen nachweisbaren dissimilatorischen Vorgang auslöst. Wenn der Reiz aber keine derartige Wirkung hat, ein anderer Reiz dagegen unter dem Einfluss des ersteren eine stärkere oder schwächere Erregung als sonst auslöst, so hat der erstere Reiz die Erregbarkeit des betreffenden Elementarorganismus erhöht oder vermindert.

Wenn der Reiz zu stark wird, so kann dadurch die Leistungsfähigkeit der lebendigen Substanz entweder herabgesetzt oder gänzlich vernichtet werden.

Bei einer eingehenden Darstellung unserer jetzigen Kenntnisse wäre es natürlich notwendig, bei jedem einzelnen der jetzt zu erörternden Reizmittel sowohl seine erregende als seine erregbarkeitssteigernde und -herabsetzende Wirkung im Detail zu besprechen. Da aber in diesem Buch der nötige Raum dazu fehlt, muss ich mich mit diesen allgemeinen Gesichtspunkten begnügen und mich im folgenden hauptsächlich auf die erregende Wirkung der verschiedenen Reize beschränken.

b. Die automatische Reizung.

Wenn das Protoplasma vor allen äusseren Einwirkungen möglichst geschützt ist, so zeigt es dennoch die wesentlichen Leistungen, die wir kennen gelernt haben: Stoffaufnahme, Bewegung, Verdauung, Wärmebildung u. s. w. Es muss sich also auch in diesem Falle innerhalb der Zelle irgend etwas finden, was die Thätigkeit derselben hervorbringt, und nach allem, was uns hinsichtlich dieses Gegenstandes bekannt ist, liegt es am nächsten anzunehmen, dass die Reizung hier von den bei der Thätigkeit der Zelle gebildeten Stoffwechselprodukten bewirkt wird.

Dafür sprechen vor allem die Erfahrungen, die man über die Thätigkeit des centralen Nervensystems bei den höheren Tieren besitzt. Wenn z. B. ein Kaninchen durch

Verschluss der Luftröhre erstickt wird, so erscheinen binnen kurzem verstärkte Atembewegungen, Krämpfe in der gesamten Körpermuskulatur, Kontraktion der Gefässwände u. s. w. Hier sind es die infolge des Trachealverschlusses im Körper zurückgebliebenen, sonst durch die Atmung vom Körper abgegebenen Zersetzungsprodukte, welche die betreffende starke Reizung des centralen Nervensystems zuwege gebracht haben. Entsprechende Erscheinungen treten auch auf, wenn durch Exstirpation der Nieren die sonst durch diese vom Körper abzugebenden flüssigen Stoffwechselprodukte sich in vermehrter Menge im Körper ansammeln.

Die durch die Stoffwechselprodukte hervorgebrachte Reizung wird als automatische Reizung bezeichnet, weil die dabei thätigen Substanzen durch die Thätigkeit des Protoplasmas selbst gebildet werden. Die Elementarorganismen entwickeln also in sich selbst die Reize, die sie zu fortgesetzter Leistung anspornen.

c. Die chemische Reizung.

Die automatische Reizung, so wie sie hier definiert wurde, ist eine Art chemischer Reizung, und prinzipiell, soweit wir jetzt zu beurteilen vermögen, ganz derselben Art wie diejenige, die wir durch allerlei chemische Stoffe künstlich hervorrufen können.

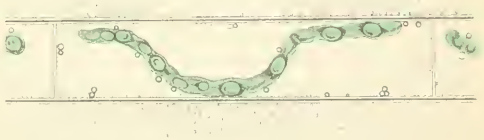
Einzellige Organismen, Amöben und andere Rhizopoden, werden durch 1—2 Procent Kochsalzlösung, 0.1 Procent Salzsäure, 1 Procent Kalihydrat oder durch schwache Lösungen anderer Säuren, Alkalien und Salze zur Kontraktion gebracht, ziehen ihre Scheinfüsse ein und nehmen die Kugelform an. Dieselben Substanzen steigern die Bewegungen der Geissel- und Wimperzellen zuweilen in einem sehr hohen Grade. Die Nerven und Muskeln der Metazoen sowie die kontraktilen Fasern der einzelligen Organismen verhalten sich in ganz ähnlicher Weise. In Betreff der Muskeln hat Hering gezeigt, dass verschiedene Substanzen, von denen man eine lange Zeit glaubte, dass sie eine chemische Reizung derselben ausübten, in der That durch Schliessung des Ruhestromes des Muskels die Erregung hervorbrachten, dass also die ausgelöste Zuckung thatsächlich durch elektrische Reizung hervorgerufen wurde. Hierher gehören die sogen. physiologische Kochsalzlösung (0.6 Procent), Lösungen von fixen Alkalien bis zu 0.1 Procent, sowie verschiedene Salzlösungen. Auch Lösungen, welche an sich eine chemische Reizung bewirken, können, wenn sie gut leiten, in der betreffenden Weise Muskelzuckungen hervorbringen. Eine rein chemische Reizung des Muskels findet also nur durch solche Flüssigkeiten statt, welche die Elektricität nicht oder sehr schlecht leiten oder auf die unversehrte Längsoberfläche angebracht werden.

Über die Art und Weise, in welcher die Elementarorganismen durch die wirkliche chemische Reizung erregt werden, lässt sich zur Zeit nichts Bestimmtes sagen. Bei den Nerven wirken sie in vielen Fällen wahrscheinlich durch Wasserentziehung. Dass dies aber nicht das allein Bestimmende ist und dass auch die Beschaffenheit der chemischen Substanz an und für sich einen wesentlichen Einfluss ausübt, geht daraus hervor, dass aequimolekulare Lösungen, d. h. Lösungen, welche in der

Volumeneinheit dieselbe Zahl von Molekülen enthalten, im allgemeinen stärker reizen, je höher ihr Molekulargewicht ist (Grützner). So reizt z. B. Jodnatrium stärker als Brom- und Chlornatrium, während die osmotische Spannung bei allen diesen Lösungen gleich gross ist.

Ausser diesen direkten Reizwirkungen und den Erregbarkeitsveränderungen, welche wir hier übergehen müssen, üben gewisse Substanzen einen sehr merkwürdigen, zuerst von Engelmann an Bakterien nachgewiesenen Einfluss auf die Bewegungen frei beweglicher Elementarorganismen aus, indem dieselben durch sie entweder angezogen oder auch weggestossen werden. Man fasst diese Erscheinungen als Chemotropismus zusammen und bezeichnet denselben im ersten Fall als positiv, im zweiten als negativ. Verschiedene Substanzen wirken auf verschiedene Elementarorganismen verschieden ein, und sogar eine und dieselbe Substanz kann auf einen gewissen Elementarorganismus in verschiedener Konzentration eine verschiedene Wirkung ausüben.

Einige Beispiele vom Chemotropismus mögen hier angeführt werden. Füllt man ein einseitig zugeschmolzenes Kapillarröhrchen mit einer Lösung von 0,05 Procent Apfelsäure und bringt es mit seinem offenen Ende in einen Tropfen, der Farnspermatozoen enthält, so dass die Apfelsäure allmählich aus der Kapillare in den Tropfen hinaus diffundiert, so findet man, dass die Spermatozoen sofort anfangen, sich nach der Mündung des Röhrchens zu bewegen und in dasselbe hinein zu wandern. Ja bei einer noch viel schwächeren, 0,001 procentigen Lösung von Apfelsäure kann dieselbe Erscheinung beobachtet werden (Pfeffer). Hieraus ergiebt sich, wie ausserordentlich empfindlich die Elementarorganismen für gewisse Stoffe sein können. Die im letzten Falle aus dem Röhrchen hinaus diffundierte Apfelsäure war natürlich noch verdünnter, als im Röhrchen. Wenn ihre Konzentration in allen Punkten des Tropfens dieselbe wäre, so würde sie natürlich auf die Bewegungsrichtung der Spermatozoen keinen Einfluss ausüben können. Da dies nun aber der Fall ist, so müssen die Spermatozoen bei ihren Bewegungen von der Konzentrationsdifferenz an ihren beiden Enden beeinflusst worden sein, was, angesichts der Thatsache, dass sie nur 0,015 mm lang sind, von einer äusserst grossen Empfindlichkeit zeugt.



Figur 31. Mesocarpus scalaris. Unter dem Einfluss des Lichtes haben sich die Bakterien an denjenigen Stellen der Zellenoberfläche weitaus am stärksten angehäuft, welche den Chlorophyllmassen im Innern am nächsten liegen. Nach Engelmann.

In derselben Weise werden gewisse Bakterienformen von Sauerstoff angezogen, und man kann in einem mikroskopischen Präparat, das solche Bakterien und eine Algenzelle enthält (Fig. 31), beobachten, wie jene, von dem von der Alge gebildeten Sauerstoff angezogen, sich immer um diese herum sammeln (Engelmann).

Der Chemotropismus spielt bei den Vorgängen in der ganzen lebendigen Natur eine sehr grosse Rolle. Durch denselben werden z. B. die Spermatozoen der im Meere frei lebenden Tierarten zu der richtigen Eizelle geführt, indem jede Spermatozoenart von Stoffen angezogen wird, welche für die Eizelle der gleichen Art eigentümlich sind.

Auch in der folgenden Beziehung hat der Chemotropismus eine durchgreifende Bedeutung. Wie wir gesehen haben, besitzen die Leukocyten das Vermögen, Bakterien, die in den Körper hineingekommen sind, anzugreifen und zu fressen. Sie werden zu den Bakterien durch die Stoffe geleitet, welche von diesen abgegeben werden, wie daraus hervorgeht, dass, wenn eine Kapillare, die eine sterilisierte Kultur von z. B. Staphylococcus pyogenes albus enthält, unter die Haut eines Kaninchens gebracht wird, das Röhrchen nach Ablauf einiger Stunden mit eingewanderten Leukocyten gefüllt ist. Dieselbe Kulturflüssigkeit übt dagegen an und für sich keinen derartigen Einfluss auf die Leukocyten aus.

Auch bei anderen Prozessen, bei welchen sich Leukocyten an einem gewissen Ort ansammeln, wird die Anziehung derselben vom Chemotropismus bedingt, wie z. B. wenn die Leukocyten bei normal oder pathologisch stattfindender Gewebszerstörung die Trümmer wegschaffen (vgl. S. 35). Kurz, soweit unsere jetzige Erfahrung es erlaubt, können wir sagen, dass es wesentlich der Chemotropismus ist, der die Wanderungen der vom Nervensystem ganz unabhängigen Leukocyten regelt.

d. Die mechanische Reizung.

Zu den mechanischen Reizen gehören Stösse, Berührung, Erschütterung u. s. w. Durch dieselben kann bei den verschiedensten Elementarorganismen Produktion aktueller Energie hervorgerufen werden.

Ausserdem üben sie, ganz wie die chemischen Reize, auf die Orientierung vieler Organismen einen bedeutenden Einfluss aus. Dies zeigt sich ganz besonders bei den Pflanzen, bei welchen die Stengel und Stämme vom Erdmittelpunkt weg (negativer Geotropismus), die Wurzeln dagegen dem Erdmittelpunkt zu wachsen (positiver Geotropismus).

An freilebenden Zellen hat man entsprechende Erfahrungen gemacht: einige Infusorien und Bakterien steigen im Wasser nach oben, andere senken sich zu Boden.

Diese ebenso wie die geotropischen Erscheinungen bei den Pflanzen sind von den an verschiedenen Punkten stattfindenden Druckdifferenzen bedingt. Bringt man gewisse Infusorien in einer horizontalen Glasröhre auf die Centrifugalscheibe, so sammeln sie sich am centralen Ende der Röhre, wo der Druck am geringsten ist (Jensen).

Bei den Pflanzen beobachtet man ganz dasselbe. Werden keimende Samen auf in vertikaler Ebene schnell rotierende Räder gebracht und also der Einwirkung der Schwerkraft entzogen, so wachsen sie so, dass die sonst aufrecht wachsenden Stengel sämtlich nach dem Mittelpunkt des Rades sich hinrichten, die Wurzeln aber sich von diesem abwenden, d. h. die Stengel wachsen auch hier in der Richtung des geringsten, die Wurzel in derjenigen des grössten Druckes (Knight).

Eigentümlich ist auch das Verhalten gewisser tierischer Elementarorganismen. Wenn Spermatozoen der Küchenschabe (Periplaneta orientalis) in eine physiologische Kochsalzlösung zwischen Objektträger und Deckglas gebracht werden, so sammeln sie sich nach einiger Zeit teils auf der Unterseite des Deckglases, teils an der oberen Fläche des Objektträgers, während der Flüssigkeitstropfen selbst von den Spermatozoen ganz frei bleibt (Dewitz). Diese Elementarorganismen haben also eine ausgesprochene Neigung, sich an feste Körper zu halten.

e. Die Reizung durch das Licht.

Das Licht, wenn wir unter demselben nur die sogen. leuchtenden Strahlen zusammenfassen, wirkt nur auf wenige Elementarorganismen direkt erregend. Bei den höheren Tieren wirkt es allein auf die Sehzellen der Netzhaut und, wenn es genügend konzentriert ist, auf die Endapparate der Wärmenerven ein. Ebenso ist die Haut gewisser Wirbellosen wenigstens für das Licht erregbar. Endlich hat man an einigen einzelligen Wesen Bewegungen beobachtet, welche unzweideutig vom Licht hervorgerufen werden. So zieht sich die Rhizopode Pelomyxa bei plötzlicher Beleuchtung zusammen. Eine Bakterienart, das Bacterium photometricum, wird vom Licht zu lebhafter Bewegung gebracht, während es im Dunkel ganz still liegt. Im Mikrospektrum (Fig. 32) wandern diese Bakterien, der Hauptmasse nach, ins Ultrarot, während sich eine andere Anhäufung im Orange und Gelb bildet (Engelmann).

Als Heliotropismus bezeichnet man die von dem Licht hervorgebrachten bewegungsrichtenden Wirkungen. Diese treten besonders schön

Figur 32. Verteilung der Bakterien (Bacterium photometricum) im Mikrospektrum direkten Sonnenlichtes, nach Engelmann.

bei den Pflanzen hervor. Die im Wachstum begriffenen Teile einer Pflanze wenden sich immer und immer wieder dem Lichte zu, ja bei manchen Pflanzen kann man sogar beobachten, wie sie an einem sonnigen Tage den ganzen Lauf der Sonne durch zweckentsprechende Krümmung begleiten.

Freilebende einzellige Organismen, welche in einem Wassertropfen eingeschlossen sind, sammeln sich bei mässiger Beleuchtung an dem Rande des Tropfens, der dem Licht zugekehrt ist. Bei starker Beleuchtung fliehen sie aber davon und sammeln sich am entgegengesetzten Rande. Also begegnen wir hier bei verschiedener Lichtstärke ganz derselben Verschiedenheit, die wir oben in Bezug auf den Chemotropismus kennen gelernt haben. Im allgemeinen sind es die kurzwelligen Strahlen des Spektrums, die blauen und violetten, die bei dieser bewegungsrichtenden Wirkung am wichtigsten sind.

Die ultravioletten Strahlen üben eine sehr merkwürdige Wirkung auf die Elementarorganismen aus. An den vorderen Medien des Auges rufen sie eine Reizung hervor, welche durch katarrhale Symptome, an der Conj. palpebralis Injektion und Schwellung, an der Conj. oculi Epithelabhebung und Trübung an der Hornhaut, sowie Pupillenverengerung und Missfärbung der Iris charakterisiert ist. An der Haut kommen ähnliche Wirkungen zum Vorschein. Die Haut ist rot und geschwollen, Brennen und Empfindlichkeit

stellen sich in der erkrankten Hautpartie ein. Nach einigen Tagen beginnt die Epidermis in Form grosser Schuppen sich abzulösen, und nach etwa vierzehn Tagen ist die Haut wieder normal. Gewöhnlich bleibt jedoch noch lange eine leichte Verfärbung der angegriffenen Hautpartie bestehen, und diese wird dadurch von der umgebenden Haut abgegrenzt (Widmark).

Die histologischen Veränderungen, welche die genannten makroskopischen Wirkungen begleiten, sind bei kurz dauernder Einwirkung dieser Strahlen auf das Auge eine Vermehrung der Epithelzellen und der fixen Zellen der Hornhaut; eine längere Einwirkung hat eine Nekrose der Zellen zur Folge, wobei in erster Linie die Zellkerne betroffen werden. In den fixen Hornhautzellen geht der Nekrose eine amitotische Kernvermehrung voran (Ogneff).

f. Die Reizung durch die Wärme.

Nur in wenigen Fällen übt die Wärme eine direkt erregende Wirkung auf die lebendigen Zellen aus. Bei den höheren Tieren werden eigentlich nur die Endapparate gewisser centripetaler Nervenfasern von der Wärme in Thätigkeit versetzt. Eine um so stärkere Einwirkung übt die Wärme, wie schon oben bemerkt wurde, auf die Erregbarkeit der Elementarorganismen aus. Bei allen Elementarorganismen, welcher Art sie auch sein mögen, finden wir nämlich, dass sämtliche Lebensvorgänge bis zu einer gewissen Grenze (vgl. oben S. 31) mit der Temperatur an Intensität zunehmen und dass sie bei einer zu niedrigen Temperatur jedenfalls tief herabgedrückt, wenn auch nicht zum Stillstand gebracht werden.

Auch wirkt die Wärme auf einige Elementarorganismen bewegungsrichtend ein. Als Beispiel sei das Verhalten der Wimperinfusorie Paramaecium erwähnt. Wenn das Gefäss, in welchem dieselbe sich befindet, einseitig auf etwa 24—28° C. erwärmt wird, so ziehen sich die Tierchen von da weg nach dem kälteren Ende hin, während sie bei Temperaturen unterhalb dieser Grenze nach dem wärmeren Ende des Gefässes wandern — also auch hier entgegengesetzte Bewegungen, je nachdem ein Reiz derselben Art stärker oder schwächer ist. Die Bewegung wird natürlich hier wie bei dem Chemotropismus von der Temperaturdifferenz an den beiden Polen des Paramaeciums bewirkt, welche Differenz nur auf etwa 0.01° C. geschätzt werden kann (Mendelssohn).

g. Die elektrische Reizung.

Am genauesten studiert, weil am leichtesten handzuhaben und abzustufen, sind die elektrischen Reize. Da ihre Wirkungen an den Nerven und Muskeln der Wirbeltiere am genauesten untersucht sind, werden wir dieselbe bei der Darstellung der Physiologie der Nerven und Muskeln eingehender behandeln müssen. Nach den Erfahrungen an den motorischen Nerven stellte du Bois-Reymond das Gesetz auf, dass der elektrische Strom nur dann eine Erregung hervorbringt, wenn seine Stärke genügend schnell in positiver oder negativer Richtung verändert wird. Dieses Gesetz wurde später auch auf die direkte Muskelreizung ausgedehnt und vielfach als allgemeines Gesetz der elektrischen Reizung aufgefasst. Es hat

sich indessen gezeigt, dass diese Verallgemeinerung keineswegs berechtigt ist, und dass das Gesetz sogar für die motorischen Nerven nicht streng gültig ist (vgl. Kap. XV).

An den Nerven und Muskeln hat man ferner gefunden, dass der elektrische Strom nur an dem einen oder dem anderen Pole reizt, und zwar bei Schliessung am negativen, und bei Öffnung am positiven Pole (Pflüger). In der ganzen Strecke zwischen den beiden Polen wirkt er nur erregbarkeitsverändernd, nicht aber erregend.

Das polare Gesetz der Erregung scheint in dieser Form nicht für alle erregbaren Gebilde gültig zu sein. Es wird z. B. angegeben, dass bei der Rhizopode Pelomyxa die Erregung bei Schliessung des Stromes an der Anode und bei Öffnung an der Kathode stattfindet, sowie dass beim Actinosphaerium die Erregung bei Schliessung an beiden Polen, bei Öffnung an der Kathode ausgelöst wird (Kühne, Verworn). Die Möglichkeit einer anderen Deutung der Beobachtungen ist indessen nicht ausgeschlossen (Schenck).

Wie die übrigen Reize wirken auch die elektrischen bewegungsrichtend ein. Wenn ein Gefäss, in welchem sich Froschlarven oder Fischembryonen befinden, von einem konstanten Strom durchflossen wird, so stellen sich die Tierchen mit ihrer Längsaxe in der Richtung der Stromkurven und zwar gegen den Strom, so dass sie mit dem Kopfe nach der Anode und mit dem Schwanz nach der Kathode gerichtet sind. In dieser Lage verharren sie, so lange der Strom geschlossen ist: wird der Strom umgekehrt, so machen die Tiere wie auf Kommando kehrt (Hermann).

Auch an Pflanzenwurzeln hat man beobachtet, dass sie bei längerer Durchströmung eines konstanten Stromes von demselben beeinflusst werden und zwar so, dass die Wurzelspitzen sich nach der Kathode krümmen.

Die Mehrzahl der Wimperinfusorien, sowie Amöben sammeln sich, wenn ein elektrischer Strom durch das Gefäss geleitet wird, an der Kathode. Das entgegengesetzte Verhalten zeigen viele Geisselinfusorien, indem sie sich nach der Anode bewegen. Endlich hat man bei der Wimperinfusorie, Spirostomum beobachtet, dass sie sich mit ihrer Längsaxe senkrecht zur Richtung des Stromes einstellt (Verworn).

h. Die Erregungsleitung.

Ausser diesen künstlichen Reizen, welche die Elementarorganismen erregen oder ihre Erregbarkeit erhöhen können, kommt noch bei den Metazoen eine Reizart vor, die dem Körper an sich angehört, nämlich wenn eine Zelle eine andere in Erregung versetzt. Hier kommen vor allem die Nerven in Betracht; sie übertragen ihre Erregung auf die Endorgane, die Muskelzellen, Drüsenzellen u. s. w., oder werden auch selber von anderen Zellen erregt, wie z. B. die sensiblen Nervenfasern von ihren peripheren Endorganen aus erregt werden, oder eine Nervenzelle unter Vermittlung ihrer Ausläufer eine andere Nervenzelle in Thätigkeit versetzt. Hierher gehört ferner der Fall, wenn die Erregung von einer Muskelzelle auf die benachbarte übergeht u. s. w. Diese Art der Reizübertragung stellt einen der wichtigsten Mechanismen dar, durch welche die verschiedenen Teile der Metazoen zum einheitlichen Zusammenwirken gebracht werden.

Auch in einer einzelnen Zelle findet eine Reizübertragung von dem einen Querschnitt zum anderen statt. Das deutlichste

Beispiel davon haben wir wieder bei den Nerven, welche ja nichts anderes als lange Ausläufer der Nervenzellen sind und die ihnen zugeführte Reizung gerade dadurch, dass der eine Querschnitt den folgenden reizt, durch ihre ganze Länge fortpflanzen. Demselben Modus der Reizübertragung begegnen wir überall, wo eine Zelle an einem bestimmten Punkt gereizt wird und die Erregung sich auf den ganzen Zellkörper erstreckt.

i. Durch die Reizung hervorgerufene assimilatorische Vorgänge.

Unsere Kenntnisse von den durch verschiedene Reize hervorgerufenen assimilatorischen Vorgängen sind noch sehr mangelhaft.

Was nun die uns in erster Linie interessierende Frage betrifft, welchen Einfluss die Reize auf die Bildung von lebendiger Substanz ausüben, so lehrt uns die Erfahrung, dass sich Bakterien und Infusorien durch Steigerung der Nahrungszufuhr in hohem Grade vermehren; dass die Sonnenstrahlen den Anstoss zur Bildung des grünen Farbstoffes geben, wie daraus hervorgeht, dass aus Pflanzensamen, die im Dunkeln keimen, sich ein weisses oder weissliches Pflänzchen entwickelt, das erst ergrünt, wenn es dem Lichte ausgesetzt wird. Da die Chlorophyllkörper als aus lebendiger Substanz bestehend aufzufassen sind, haben wir im letzteren Beispiel einen Fall, wo ein äusserer Reiz in der That die Bildung von lebendiger Substanz hervorbringt. Was das erste Beispiel dagegen betrifft, so könnte man ja sagen, dass die reichliche Nahrungszufuhr den Anstoss zu einer stärkeren Bildung von lebendiger Substanz gegeben hat. Der Versuch ist aber nicht eindeutig, denn es könnte auch der Fall sein, dass der Trieb zur Vermehrung bei den betreffenden Organismen bei sparsamer Nahrung ebenso gross als bei einer reichlichen wäre, aber bei Mangel an Nahrungsstoffen sich nicht manifestieren könnte. Die Bedeutung der inneren Wachstumsenergie geht aus den Erfahrungen über den Stoffansatz bei jugendlichen und erwachsenen Individuen ganz unverkennbar hervor.

Mit grösserer Berechtigung könnte man die bei reichlicher Zufuhr von Eiweiss bei den Tieren stattfindende Zunahme an lebendiger Substanz hierher rechnen. Die Erfahrung zeigt nämlich, dass die Elementarorganismen der höheren Tiere wenigstens das in der Nahrung zugeführte Eiweiss in einem sehr grossen Umfang zerstören, unter gewissen Bedingungen (jugendlichem Alter, grossem Überschuss an potentieller Energie in der Kost) aber etwas davon zum Ansatz bringen. Hier scheint in der That die reichliche Zufuhr die Elementarorganismen in irgend einer Weise dazu bringen zu können, dass sie das tote Nahrungseiweiss in lebendiges Protoplasma verwandeln, trotzdem ihr innerer Trieb sich vor allem in der Richtung entfaltet, das Eiweiss zu zersetzen.

Wenn dies richtig ist — und die Frage dürfte zur Zeit kaum als erledigt aufgefasst werden können — so wäre dieser Ansatz die Folge irgend einer vom Eiweissüberschuss bewirkten chemischen Reizung. Eine besondere Art chemischer Reizung dürfte auch die eigentliche Ursache der einzigen, stärker hervortretenden Möglichkeit zur Vermehrung der lebendigen Substanz sein,

die uns bei erwachsenen höheren Tieren bekannt ist, nämlich die Arbeit. Ein erwachsener Mensch mag noch so viel essen, seine Kost mag noch so zweckentsprechend zusammengesetzt sein — es kommt dennoch nicht zum Ansatz von Muskelsubstanz, wenn er mit den Muskeln keine stärkere Arbeit ausführt. Dagegen nimmt der arbeitende Muskel sowohl an Kraft als an Volumen zu — die Arbeit hat eine Vermehrung seiner lebendigen Substanz hervorgerufen. Da nun jede natürliche Muskelbewegung durch die motorischen Nerven ausgelöst wird, und da ferner die Erfahrung zeigt, wie ein wegen Durchschneidung seines Nerven erlahmter Muskel binnen einer verhältnismässig kurzen Zeit der Atrophie und Degeneration anheimfällt, so folgt, dass vom centralen Nervensysteme aus durch die motorischen Nerven irgend welcher nutriierender, trophischer Einfluss auf den Muskel ausgeübt werden muss. Welcher Natur dieser Einfluss ist, darüber können wir allerdings nichts Bestimmtes sagen. Da aber die im Körper selbst sich entwickelnden Reize im allgemeinen eine Art chemischer Reize sind, ist es wohl erlaubt zu schliessen, dass auch die durch die Nerven vermittelte trophische Wirkung eine chemische Reizung darstellt.

Andere Erfahrungen, welche wir im folgenden teilweise näher besprechen werden, zeigen, dass auch auf andere Organe ein gleichartiger Einfluss von den zugehörigen Nerven ausgeübt wird. Wird der cerebrale Absondernngsnerv der Unterkieferdrüse durchschnitten, so atrophiert die Drüse; wird der eine Vagus am Halse durchschnitten, so treten im Herzen — an verschiedenen Stellen, je nachdem der rechte oder linke Vagus durchschnitten wurde — bedeutende Degenerationsprozesse ein. Diese Nerven haben also für den Unterhalt der betreffenden Körperteile eine sehr grosse Bedeutung, obgleich es aus den vorliegenden Beobachtungen nicht mit Bestimmtheit hervorgeht, dass sie auch bei der Neubildung lebendiger Substanz mitbeteiligt sind.

Auch der Trieb zu Synthesen von nicht lebendigen Substanzen scheint gewissermassen durch eine reichliche Kost verstärkt werden zu können. Die Pflanzen zeigen in einer an Kohlensäure reichen Atmosphäre unter sonst gleichen Umständen eine umfangreichere Stärkebildung; bei reichlicher Zufuhr von Kohlehydraten bilden die tierischen Zellen daraus Fett, das in den Fettzellen aufgespeichert wird. Auch führen die tierischen Zellen bei Zufuhr von den verschiedensten Substanzen eine Menge anderer Synthesen aus. Die Anregung zu diesen Prozessen dürfte wohl in einer von den betreffenden Substanzen bewirkten chemischen Reizung zu suchen sein. Das Nähere entzieht sich aber zur Zeit unserer Kenntnis.

Bei den höheren Tieren hat man bei Reizung gewisser Nerven gefunden, dass sie die dissimilatorische Erregung des zugehörigen Organs aufzuheben vermag. Unter diesen Erscheinungen, welche als Hemmungserscheinungen bezeichnet werden, ist der Einfluss des Vagus auf das Herz am genauesten untersucht worden. Wenn der Vagus

gereizt wird, schlägt das Herz langsamer, und bei genügend starker Reizung steht das Herz in der Diastole still (die Gebrüder Weber). Es ist aber nicht erlaubt, diese Hemmung als irgend eine Art von Lähmung zu bezeichnen, denn wir haben ja schon gesehen, dass der Vagus einen deutlich hervortretenden nutritiven Einfluss auf das Herz ausübt, und übrigens zeigen noch andere, später zu besprechende Erscheinungen, dass das Herz beim Vagusstillstand, obgleich regungslos, doch nicht erlahmt ist. Inwiefern andere Hemmungserscheinungen ebenfalls von nutritiven, also assimilatorischen, Vorgängen begleitet werden, ist noch nicht sicher festgestellt.

k. Lähmung und Ermüdung.

Einer wirklichen Lähmung begegnen wir aber, wenn ein dissimilatorischer Reiz über eine gewisse Stärke hinaus vermehrt wird. Dies gilt von allen Reizarten und für alle Arten von Elementarorganismen, insofern sie überhaupt von dem betreffenden Reiz in Thätigkeit versetzt werden können. Bei nicht zu grosser Reizstärke und wenn der Reiz nicht zu lange einwirkt, kann nach Aufheben des Reizes eine Restitutio ad integrum stattfinden. Wenn aber der Reiz zu stark ist oder zu lange anhält, so wirkt er tötend auf das Protoplasma.

Gewisse chemische Stoffe, die sogen. Narcotica, zu welchen z. B. Alkohol, Äther, Chloroform, Morphin, Cocaïn, Paraldehyd, u. s. w. gehören, zeichnen sich besonders durch ihre, schon bei kleinen Dosen hervortretende lähmende Einwirkung aus. Nach einem kurzen Erregungsstadium stellt das ihnen ausgesetzte Protoplasma in grösserem oder geringerem Grade seine Lebensthätigkeit ein; bei geringen Dosen und kurzer Dauer der Einwirkung geht diese Lähmung wieder vorüber, während bei grossen Dosen oder langer Dauer die Lähmung in den Tod übergeht.

Als eine besondere Art von Lähmung kann die Ermüdung aufgefasst werden. Bei allen lebendigen Wesen, obgleich bei verschiedenen Gattungen und Individuen in einem verschiedenen Grade, kommt nach einer genügend intensiven dissimilatorischen Thätigkeit eine Abnahme der Leistungsfähigkeit zum Vorschein, indem dieselbe Reizstärke nunmehr eine viel schwächere Wirkung als sonst hervorbringt. Wenn die Reizung genügend lange fortgesetzt wird, so kann die Erregbarkeit gänzlich aufgehoben werden. Man fasst alle diese Erscheinungen, welche sich beim Menschen am deutlichsten nach einer angestrengten Muskelarbeit kenntlich machen, als Ermüdungserscheinungen zusammen.

Nun hat man nachgewiesen, dass die Ermüdung, zum grossen Teil wenigstens, durch die beim Stoffwechsel gebildeten Produkte bedingt ist (J. Ranke), wie z. B. daraus hervorgeht, dass, wenn man einem gar nicht ermüdeten Hunde das Blut eines sehr angestrengten Hundes in eine Vene einspritzt, jener sogleich ganz deutliche Ermüdungszeichen darbietet.

Wenn dem ermüdeten Organe eine Zeit lang Ruhe gegönnt wird, so zeigt sich eine merkwürdige Erscheinung: das Organ hat sich erholt, d. h. seine frühere Leistungsfähigkeit wieder erhalten. Bei frei lebenden einzelligen Organismen ist dies nicht schwer zu erklären: dieselben geben die Zersetzungsprodukte dem umgebenden Medium ganz einfach ab. Auch die Erholung bei den höheren Tieren bietet keine grösseren Schwierigkeiten dar, denn die Ermüdungsstoffe werden durch den Kreislauf und die Lymphbewegung vom Organ weggeführt, und zu gleicher Zeit stellt das Blut ihm neues Nahrungsmaterial zur Verfügung. Man beobachtet aber auch bei den aus dem Körper ausgeschnittenen Organen der Kaltblüter ganz dieselbe Erscheinung. Ein Froschmuskel, der durch wiederholte Reizungen dazu gebracht ist, dass er sich gar nicht mehr kontrahiert, erholt sich und wird wieder leistungsfähig, trotzdem dass hier kein Kreislauf die Zersetzungsprodukte wegführt. Hieraus folgt, dass die Ermüdung nicht ausschliesslich durch die Ermüdungsstoffe bedingt ist, sondern dass hierbei auch andere Momente in Betracht zu ziehen sind, welche wir aber zur Zeit nicht näher kennen.

Unter den Einwirkungen, welche Lähmungserscheinungen bewirken, seien noch die folgenden erwähnt. Wenn Bakterien dauernd regelmässigen Erschütterungen in ihren Kulturen ausgesetzt werden, wird ihre Vermehrung, d. h. ihr Wachstum gehemmt; unter Umständen werden sie sogar getötet. — Der elektrische Strom übt an seiner Anode eine Hemmungswirkung aus, die gewissermassen als eine Lähmungserscheinung aufgefasst werden kann.

§ 5. Der Tod.

Wir haben gesehen, dass die verschiedensten äusseren Eingriffe bei genügend grosser Intensität und genügend langer Dauer das Leben aufheben und den Tod hervorrufen können. Auch Veränderungen, welche ohne derartige äussere Einwirkungen bei den Elementarorganismen auftreten, können ihre Leistungsfähigkeit herabsetzen. Diese Veränderungen entstehen allmählich im Laufe des Lebens, bei einigen lebendigen Wesen schneller, bei anderen langsamer, sind aber unvermeidlich. Man nennt dieselben Altersveränderungen. Wenn sie genügend weit fortgeschritten sind, tritt der Tod aus Altersschwäche ein. Diese Todesart ist indessen beim Menschen wenigstens als eine sehr seltene zu betrachten; der Köper ist vielen äusseren Schädlichkeiten aller Art ausgesetzt und nur in den seltensten Ausnahmefällen kommt es vor, dass er nicht diesen unterliegt. Aber auch hier spielen die Altersveränderungen eine sehr bedeutende Rolle, denn durch dieselben wird die Widerstandskraft des Organismus gegen die betreffenden Schädlichkeiten immer mehr herabgesetzt.

Die mikroskopischen Veränderungen, welche bei dem Zugrundegehen der lebendigen Substanz in derselben eintreten, können hier nicht besprochen werden.

Nach dem Tode wird der Körper durch Verwesungs- und Fäulnisprozesse, welche von niedersten Organismen hervorgerufen werden, innerhalb einer, in der Regel kurzen

Zeit zersetzt. Der Kohlenstoff und der Wasserstoff des Körpers gehen als Kohlensäure und Wasserdampf in die Atmosphäre über. Der Stickstoff und der Schwefel werden nach einer Reihe, unter dem Einfluss von Bakterien stattfindender Umsetzungen mit Metallen zu salpetersauren, bezw. schwefelsauren Salzen verwandelt, welche Salze ebenso wie ein Teil des Wassers vom Boden aufgesogen wird. Diese Substanzen, Kohlensäure, Wasser, die salpetersauren und schwefelsauren Salze, stellen die normalen Nahrungsmittel der grünen Pflanzen dar, sie werden von denselben aufgenommen und durch die in der Pflanze stattfindenden synthetischen Prozesse wieder in Stärke, Fett und Eiweiss verwandelt. So können sie wiederum den Tieren als Nahrung dienen, und so machen die organischen Elemente zwischen Pflanzen und Tieren einen Kreislauf, der allein dadurch unterbrochen ist, dass die in den Pflanzen stattfindende Synthese nur unter Mitwirkung der Sonnenstrahlen geschehen kann. Die gesamte, lebendige Welt stellt also ein zusammenhängendes Ganzes dar, in welchem jedes lebendige Wesen als Gelenk des Ganzen seine besondere Aufgabe erfüllt.

Litteratur. W. Biedermann, Elektrophysiologie. Jena 1895. — O. Hertwig, Die Zelle und die Gewebe. Jena 1892. — E. Strassburger, F. Noll, H. Schenck, A. F. W. Schimper, Lehrbuch der Botanik. Jena 1895. — M. Verworn, Allgemeine Physiologie. Jena 1895.

DRITTES KAPITEL.

Die chemischen Bestandteile des Körpers.

Über die chemische Beschaffenheit des lebendigen Protoplasmas wissen wir, wie schon bemerkt, vorläufig gar nichts. Aus dem toten Körper können wir aber eine Menge, dem lebendigen Protoplasma entstammende Substanzen isolieren, unter welchen die einfachen und die zusammengesetzten Eiweissstoffe die wichtigsten sind. Ferner kommen als nicht lebendige Einschlüsse in den Zellen, sowie als Absonderungsprodukte oder als Produkte der assimilatorischen Thätigkeit der Zellen viele Substanzen vor, welche teils den Eiweissstoffen nahe verwandt sind, teils auch eine ganz andere chemische Konstitution besitzen. Hierher gehören die leimbildenden Substanzen, die Fette, die Kohlehydrate, u. s. w. Endlich findet man im Körper selbst, sowie in seinen Sekreten und Ausscheidungen zahlreiche Substanzen, welche der dissimilatorischen Thätigkeit des Körpers ihr Entstehen verdanken. Diese letzteren Substanzen werden wir später im Zusammenhang mit den betreffenden Vorgängen erörtern und hier nur die Produkte der assimilatorischen Thätigkeit der Zellen, sowie die ersten uns bis jetzt bekannten Zersetzungsprodukte des Protoplasmas behandeln.

§ 1. Die N-haltigen Substanzen.

a. Die einfachen Eiweisskörper.

Die Eiweisskörper sind, so rein wie sie zu erhalten sind, kolloïde, wenig oder gar nicht diffusible, linksdrehende, geruch- und geschmacklose, in der Regel amorphe Körper, welche in trockenem Zustande entweder ein weisses Pulver oder gelbliche, harte, in dünnen Schichten durchsichtige Scheiben darstellen. Aus Pflanzensamen sowie aus dem Albumin des Eies hat man krystallisiertes Eiweiss erhalten; auch ist es gelungen das Serumalbumin zu krystallisieren.

Hinsichtlich ihrer Löslichkeitsverhältnisse zeigen die Eiweisskörper sehr grosse Verschiedenheiten: einige sind in Wasser, andere in Salzlösungen, wieder andere in schwach alkalischen oder schwach sauren Flüssigkeiten löslich, und endlich finden sich Eiweissstoffe, die gar nicht löslich sind.

Bei der Erhitzung ihrer Lösungen werden die nativen Eiweisskörper verändert. Ist die Lösung eine saure und die Menge der anwesenden Säure nicht zu gross, so wird das Eiweiss beim Sieden, in Gegenwart von Neutralsalzen, vollständig ausgefällt, indem es in unlösliches, geronnenes oder koaguliertes Eiweiss verwandelt wird. Beim Sieden einer neutralen Eiweisslösung ist die Gerinnung nicht vollständig, und eine alkalische Eiweisslösung gerinnt überhaupt gar nicht.

Das Eiweiss wird ferner in Kälte durch die verschiedensten Reagentien aus seinen Lösungen gefällt: durch Salpetersäure (Hellersche Probe) und eine Menge anderer Säuren, durch die Salze der schweren Metalle, durch Alkohol, Gerbsäure u. s. w. Bei der Mehrzahl dieser Reagentien darf die Lösung nicht alkalisch sein, und mehrere wirken nur bei saurer Reaktion der Flüssigkeit.

Für die Eiweisskörper in grösserem oder geringerem Grade charakteristisch sind noch mehrere Färbungsreaktionen; z. B. die Millonsche Reaktion (Rotfärbung des Niederschlages oder der Flüssigkeit, wenn eine Lösung von Quecksilber in Salpetrigsäure enthaltender Salpetersäure einer Eiweisslösung oder einem festen Eiweisskörper zugesetzt wird); die Xanthoproteïnreaktion (Gelbfärbung, mit starker Salpetersäure; nach Übersättigung mit Ammoniak oder Alkalien geht die Farbe in Orange über); die Biuretreaktion (eine von Rot durch Rotviolett in Violettblau übergehende Färbung durch Zusatz einer verdünnten Kupfersulfatlösung zu der vorher mit Kali- oder Natronlauge alkalisierten, erwärmten Eiweisslösung).

Die einfachen Eiweisskörper enthalten immer die folgenden Elemente: C, H, O, N und S sowie verschiedene mineralische Bestandteile, welche beim Verbrennen des Eiweisses zurückbleiben und, wie es scheint, nicht ohne Änderung seiner Zusammensetzung vom Eiweiss vollständig entfernt werden können. Die procentische Zusammensetzung der einfachen Eiweisskörper ist an

C	50.6 — 54.5	Proc.	im	Mittel	52	Proc. (Neumeister)
H	6.5 — 7.3	„	„	„	7	„
N	15.0 — 17.6	„	„	„	16	„
S	0.3 — 2.2	„	„	„	2	„
O	21.5 — 23.5	„	„	„	23	„

Um die Konstitution der Eiweisskörper kennen zu lernen, hat man die bei verschiedenen Einwirkungen auftretenden Zersetzungsprodukte derselben untersucht. Obgleich diese Arbeiten noch lange nicht zum Abschluss gelangt sind, haben sie doch sehr wertvolle Aufschlüsse gegeben. Die bei der Zersetzung des Eiweisses entstehenden Produkte zeigen ganz deutlich, dass in dem Eiweissmolekül Gruppen hauptsächlich aus der Fettreihe, aber auch aus der aromatischen Reihe enthalten sind.

In der letzten Zeit hat man mehrere Versuche gemacht, um die Eiweisskörper synthetisch darzustellen, und Lilienfeld ist es in der That gelungen, Substanzen zu erzeugen, welche mehrere Eiweissreaktionen darbieten (kolloïde, durch Mineralsäuren fällbare Substanzen, die die Biuretreaktion geben und beim Sieden gerinnen; oder Substanzen, welche sowohl die Biuret-, als auch die Millonsche und die Xanthoproteïnreaktion geben, von Kochsalz und Ammoniumsulfat sowie von Phosphorwolframsäure fällbar sind u. s. w.). Keine dieser Substanzen enthält aber alle diejenigen Komponenten, welche, nach den Zersetzungsprodukten zu urteilen, in den wirklichen Eiweisskörpern vorkommen; so werden in ihnen vor allem der Schwefel und ferner verschiedene im Eiweissmolekül enthaltene Molekülgruppen vermisst.

Verschiedene Eiweisskörper verhalten sich verschiedenen Reagentien gegenüber in verschiedener Weise und werden dementsprechend in einige Gruppen geteilt.

A. Als native Eiweissstoffe werden diejenigen Eiweisskörper bezeichnet, welche durch indifferente chemische Mittel aus den Geweben und Flüssigkeiten des Körpers zu erhalten sind. Vorzugsweise nach ihren Lösungsverhältnissen werden sie in verschiedene, von einander nicht ganz scharf abzutrennende Gruppen geteilt. Unter diesen sind die Albumine und die Globuline die wichtigsten.

1. Albumine: in Wasser löslich; werden aus der wässerigen Lösung von geringen Mengen Säure oder Alkali nicht, wohl aber durch grössere Mengen von gewissen Säuren und Metallsalzen gefällt. Beim Sieden gerinnen die Lösungen, wenn Salze anwesend sind. Die Lösungen werden durch Kochsalz oder Magnesiumsulfat nur nach Zusatz von Essigsäure gefällt.

Die Albumine kommen hauptsächlich in den tierischen Flüssigkeiten vor. Zu dieser Gruppe gehören das Serumalbumin, Ovalbumin, Lactalbumin u. s. w.

2. Globuline: in Wasser unlöslich; in verdünnten Salzlösungen löslich; aus denselben werden sie durch weiter getriebene Verdünnung gefällt. Die Lösungen gerinnen beim Sieden. Löslich in Wasser bei Zusatz von sehr geringen Mengen von Säure oder Alkali; aus diesen Lösungen werden sie durch Neutralisation gefällt. Desgleichen wird die von minimalen Mengen Alkali bewirkte Lösung durch Kohlensäure gefällt und der Niederschlag von Kohlensäure in Überschuss wieder gelöst. Durch Kochsalz oder Magnesiumsulfat werden die Lösungen vollständig oder teilweise gefällt.

Auch die Globuline kommen wesentlich in den tierischen Flüssigkeiten vor; sie werden aber auch aus den Geweben erhalten. Zu den Globulinen gehören das Fibrinogen und das Serumglobulin im Blut, das Myosin und das Muskulin in den Muskeln u. s. w.

B. Durch Einwirkung von Alkalien und Säuren in grösserer Menge werden die nativen Eiweisskörper in Alkali- bezw. Acidalbuminate (Syntonin) verwandelt.

Bei der Bildung des Alkalialbuminates wird etwas Stickstoff und bei stärkerer Einwirkung des Alkali auch etwas Schwefel aus dem Eiweiss abgetrennt.

Trotz der verschiedenen Entstehungsweise und trotz der verschiedenen elementaren chemischen Zusammensetzung sind die Alkali- und Acidalbuminate einander in vielen Beziehungen sehr ähnlich. In Wasser oder verdünnter Kochsalzlösung sind sie fast unlöslich, werden aber nach Zusatz von geringen Mengen Säure oder Alkali gelöst. Eine derartige, möglichst neutrale Lösung gerinnt nicht beim Sieden ohne Zusatz von Neutralsalz in genügender Menge. Durch Neutralisation, sowie durch Mineralsäuren in Überschuss oder durch viele Metallsalze werden diese Lösungen bei Zimmertemperatur gefällt. Durch Kochsalz wird eine saure Lösung der Albuminate leicht, eine alkalische nur schwierig gefällt.

C. Unter der Einwirkung der Digestionsflüssigkeiten entstehen aus den Eiweisskörpern durch hydrolytische Spaltung eine Menge neuer Substanzen, Albumosen und Peptone, welche wir beim Studium der Verdauung näher besprechen werden (Kap. VII).

D. Endlich sind die durch Gerinnung der löslichen Eiweisskörper entstehenden Eiweissstoffe, deren Eigenschaften noch weniger als die der anderen Eiweisssubstanzen bekannt sind, zu erwähnen. Zu diesen Stoffen

gehört auch das bei der Gerinnung des Blutes durch Spaltung des Fibrinogens gebildete Fibrin (siehe Kap. V).

b. Die zusammengesetzten Eiweisskörper, Proteïde.

Aus den tierischen Geweben und Flüssigkeiten lassen sich ausserdem kompliciertere Substanzen isolieren, welche bei ihrer Zersetzung nebst Eiweiss andere nicht eiweissartige Substanzen liefern und also gewissermassen als Paarlinge des Eiweisses aufgefasst werden können. Sie werden als Proteïde bezeichnet.

Nach der Art und Beschaffenheit des nicht eiweissartigen Paarlings können sie in mehrere Gruppen geteilt werden, wie z. B. die folgenden:

A. Hämoglobine; diese Substanzen stellen Paarlinge von Eiweiss mit dem eisenhaltigen Farbstoff Hämatin dar und werden beim Studium des Blutes näher besprochen werden.

B. Pseudonukleïne, phosporsäurehaltige Eiweissverbindungen. Die Pseudonukleïne gehen ihrerseits Verbindungen mit einfachen Eiweisskörpern ein, und diese Substanzen werden als Nukleoalbumine bezeichnet. Aus diesen kann man die entsprechenden Pseudonukleïne durch Verdauung mit künstlichem Magensaft isolieren.

Zu den Nukleoalbuminen gehört z. B. das in der Milch vorkommende Kaseïn, dessen Eigenschaften später näher zu erörtern sind (vgl. Kap. XXV). Auch das Vitellin im Dotter der Vogeleier paart sich mit einem Pseudonukleïn zu einer lockeren Verbindung. Dieses Pseudonukleïn bietet wegen seines Eisengehaltes ein spezielles Interesse dar, weil von demselben das eisenhaltige Hämoglobin des jungen Vogels gebildet wird (Bunge).

C. Echte Nukleïne. Diese Substanzen werden ganz wie die Pseudonukleïne erhalten, wenn ein Proteïd, welches in seinem Molekül Nukleïn enthält, der künstlichen Verdauung mit Pepsinchlorwasserstoffsäure ausgesetzt wird. Die echten Nukleïne sind Verbindungen vom Eiweiss mit den sogen. Nukleïnsäuren.

Die Nukleïnsäuren sind phosphorhaltige Substanzen, welche bei ihrer Zersetzung als Spaltungsprodukte Xanthin ($C_5H_4N_4O_2$), Guanin ($C_5H_5N_5O$), Hypoxanthin ($C_5H_4N_4O$) oder Adenin ($C_5H_5N_5$) liefern. Diese Spaltungsprodukte, welche als Alloxur- oder Nukleïnbasen zusammengefasst werden und auch in freiem Zustande in verschiedenen Organen z. B. in Muskeln, Leber, Pankreas, Milz u. s. w. vorkommen, zeigen sowohl untereinander, als auch mit der Harnsäure eine nahe Verwandtschaft (vgl. Kap. XII).

Einige Nukleïnsäuren, wie die aus Hefe, Pankreas und der Milchdrüse, geben bei ihrer Zersetzung reducierende Kohlehydrate oder Kohlehydratgruppen, andere dagegen nicht. Es finden sich also jedenfalls mehrere verschiedene Nukleïnsäuren vor.

Im Lachssperma kommt eine freie Nukleïnsäure vor, deren Zusammensetzung etwa der Formel $C_{10}H_{54}N_{14}O_{17} \cdot 2P_2O_5$ entspricht.

Die Nukleïne kommen entweder als solche oder mit Eiweiss zu Nukleoproteïden vereinigt sowohl im (toten) Zellprotoplasma als auch und zwar, wie es scheint, besonders im (toten) Zellkern vor, wo sie von Miescher nachgewiesen wurden. Wie wir gesehen haben, besitzen sie eine viel kompliziertere Zusammensetzung als die hauptsächlich in den Körperflüssigkeiten vorkommenden einfachen Eiweissstoffe; sie müssen daher als die ersten bisher

bekannten Zersetzungsprodukte der lebendigen Substanz aufgefasst werden und beanspruchen aus diesem Gesichtspunkte ein grosses Interesse.

Unter den Nukleoproteïden ist das von Kossel und Lilienfeld aus den Leukocyten des Kalbsthymus isolierte sogen. Nukleohiston am genauesten untersucht worden. Seine procentige Zusammensetzung ist 48 Proc. C, 7 Proc. H, 17 Proc. N, 3 Proc. P, 0.7 Proc. S und 24 Proc. O. Durch seinen Phosphorgehalt und seine Löslichkeit unterscheidet es sich von den bisher bekannten Nukleoalbuminen. Bei der Behandlung mit Pepsinsalzsäure liefert es Nuklein und Peptone, durch Einwirkung von 0.8 Proz. Salzsäure erhält man ein ähnliches Nuklein, während das Histon, ein Eiweisskörper mit ausgesprochen basischen Eigenschaften, in Lösung geht und aus der salzsauren Lösung durch Ammoniak gefällt wird.

D. Glykoproteïde, welche als erste Spaltungsprodukte Eiweiss und reducierende Substanzen geben. Hierher gehören:

1. Die echten Mucine, kolloïde Substanzen, deren Lösungen schleimig fadenziehend sind und mit Essigsäure einen in Überschuss der Säure nicht löslichen Niederschlag geben. Die echten Mucine kommen z. B. in dem Submaxillarisspeichel, im Nabelstrang (die Whartonsche Sulze) u. s. w. vor. Sie sind an N und in der Regel auch an C ärmer als die Eiweissstoffe. So fand Hammarsten beim Submaxillariusmucin 48.8 Proc. C, 6.8 Proc. H, 12.3 Proc. N, 0.84 Proc. S und 31.2 Proc. O.

2) Die mucinartigen Substanzen, die Mukoïde, unterscheiden sich von den vorhergehenden in gewissen Beziehungen, welche sich indessen zur Zeit nicht bestimmt zusammenfassen lassen. Solche Stoffe werden aus den Ovarialflüssigkeiten, Cornea, Glaskörper, Harn u. s. w. erhalten.

E. Das Chondromukoïd kommt im Knorpel vor und ist nach Schmiedeberg eine Verbindung von Eiweiss mit der Chondroïtinschwefelsäure ($C_{18}H_{27}NSO_{17}$). Letztere liefert als erstes Spaltungsprodukt Schwefelsäure und eine N-haltige Substanz, das Chondroïtin ($C_{18}H_{27}NO_{14}$), welches nach seinen Zersetzungsprodukten die Atomgruppen der Glukuronsäure ($C_6H_{10}O_7$) und des Glukosamins ($C_6H_{14}NO_5$) enthält.

c. Dem Eiweiss nahestehende Substanzen.

Die folgenden Substanzen stehen dem Eiweiss jedenfalls sehr nahe, wie daraus hervorgeht, dass bei ihrer Zersetzung dieselben Substanzen wie bei der Eiweisszersetzung entstehen.

A. Keratin — eine an Schwefel reiche, amorphe, in Wasser, Alkohol und Aether, sowie in den Verdauungsflüssigkeiten unlösliche Substanz, die in dem Horngewebe, der Epidermis, den Haaren, Nägeln u. s. w. enthalten ist. Bei Erhitzen mit Wasser in zugeschmolzenen Röhren giebt es Albumose und Pepton. Im Molekül des Keratins scheint ein Teil des Sauerstoffes der Eiweisskörper von Schwefel ersetzt zu sein. Beim Verbrennen entwickelt es den Geruch von verbranntem Horn.

Eine besondere Art von Keratin ist das im Nervengewebe vorkommende Neurokeratin.

B. Aus dem Trachealknorpel hat man eine Substanz, Albumoïd, erhalten, welche gewissermassen zwischen dem wirklichen Eiweiss und dem Keratin steht.

C. Elastin — eine nur wenig schwefelhaltige, gelbweisse, amorphe, in Wasser, Alkohol und Aether unlösliche und von chemischen Agentien sehr schwer angreifbare Substanz, die im Bindegewebe und besonders im Ligamentum nuchae vorkommt.

D. Kollagen — eine schwefelhaltige, in Wasser, Salzlösungen und sehr verdünnten Säuren und Alkalien unlösliche, in weniger verdünnten Säuren aufquellbare Substanz, welche den Hauptbestandteil des fibrillären Bindegewebes ausmacht und noch im Knochen-

gewebe (Osseïn) und in anderen Geweben vorkommt. Die chemische Zusammensetzung des Kollagens ist 50.8 Proc. C, 6.5 Proc. H, 17.9 Proc. N, 0.6 Proc. S, 24.3 Proc. O.

Wenn das Kollagen mit Wasser anhaltend gekocht wird, geht es in Leim, Glutin, über.

E. Der Leim ist eine farblose, amorphe, nicht diffusible Substanz von etwa derselben chemischen Zusammensetzung als das Kollagen. Es quillt in kaltem Wasser auf und wird von warmem Wasser gelöst. Bei dem Erkalten erstarrt die Lösung zu einer gallertartigen Masse. Mit Abnahme des Aschengehaltes nimmt auch das Gelatinierungsvermögen der Lösung ab.

Die Leimlösungen gerinnen nicht beim Sieden, auch werden sie von Mineralsäuren, Essigsäure, Alaun, Bleiessig oder Metallsalzen nicht gefällt. Sie werden von Gerbsäure, in Gegenwart von Salz, von Essigsäure und Kochsalz in Substanz, von Quecksilberchlorid in Gegenwart von HCl und NaCl gefällt.

Durch anhaltendes Kochen wird der Leim in eine nicht gelatinierende Modifikation verwandelt. Unter der Einwirkung von Magensaft oder Trypsin wird er in Leimalbumosen und Leimpeptone verwandelt.

F. Das Retikulin — ein Bestandteil des bindegewebigen Gerüstes der Lymphdrüsen, der Milz, der Darmschleimhaut, der Leber, der Nieren und der Lungenalveolen, enthält 52.9 Proc. C, 7.0 Proc. H, 15.6 Proc. N, 1.9 Proc. S, 0.34 Proc. P.

d. Übrige N-haltige Substanzen.

Unter den übrigen stickstoffhaltigen Substanzen, die man aus den Körpergeweben hat isolieren können, sind noch die Lecithine besonders zu erwähnen.

Die Lecithine finden sich in fast allen bisher darauf untersuchten tierischen und pflanzlichen Zellen, namentlich im Gehirn, in den Nerven, den Blutkörperchen und im Eigelb; auch kommen sie in fast allen tierischen Säften vor.

Die Lecithine stellen esterartige Verbindungen von einer Base, dem Cholin, Oxaethyltrimethylammoniumhydroxyd: $\begin{matrix} CH_2OH \\ CH_2N(CH_3)_3\cdot OH \end{matrix}$, mit Glycerinphosphorsäure dar, welche mit zwei Fettsäureradikalen zu einem Glyceride verbunden ist. Es können also je nach der Art dieser Fettsäureradikale verschiedene Lecithine vorkommen. Das aus dem Eigelb zu erhaltende Stearinpalmitinsäurelecithin: $\begin{matrix} C_3H_5O\cdot COC_{17}H_{35} \\ O\cdot PO(OH)\cdot O\cdot CH_2CH_2 \end{matrix} \begin{matrix} (CH_3)_3 \\ N\cdot OH \end{matrix}$ bildet eine in Alkohol und Aether leicht lösliche, wachsähnliche, krystallinische Masse. Mit Wasser quillt es auf und giebt eine opalisierende Lösung, aus welcher es durch verschiedene Salze wieder gefällt wird.

Das Lecithin wird in mehreren Fällen in lockerer Verbindung mit Eiweiss oder anderen Stoffen gefunden. Im Protagon, welcher Stoff in der weissen Substanz des centralen Nervensystems vorkommt, ist das Lecithin mit den Cerebrosiden, N-haltigen, phosphorfreien Substanzen, die beim Sieden mit verdünnter Mineralsäure eine reducierende Zuckerart geben, verbunden. — Das Ovovitellin ist eine Verbindung zwischen Eiweiss und Lecithin, und ähnliche Verbindungen sollen als unlösliche Rückstände bei der Pepsinverdauung von Magenschleimhaut, Leber, Nieren u. s. w. erhalten werden. Diese Lecithin-Albumine stellen daher eine neue Gruppe von Proteïden dar (vgl. sub b).

§ 2. Die N-freien Substanzen.

a. Die Fette.

Die Fette sind Ester des dreiatomigen Alkohols, des Glycerins, mit einbasischen Fettsäuren, und zwar kommen bei den tierischen Fetten hauptsächlich

die drei Säuren Stearinsäure ($C_{18}H_{36}O_2$), Palmitinsäure ($C_{16}H_{32}O_2$) und Ölsäure ($C_{18}H_{34}O_2$) vor. Die Triglyceride der beiden ersten Säuren, das Stearin ($C_3H_5 \cdot [C_{18}H_{35}O_2]_3$) und das Palmitin ($C_3H_5 \cdot [C_{16}H_{31}O_2]_3$) schmelzen erst bei einer Temperatur, die weit über der Körpertemperatur liegt. Das Glycerid der Ölsäure, das Olein ($C_3H_5 \cdot [C_{18}H_{33}O_2]_3$), ist dagegen bei gewöhnlicher Temperatur flüssig und erstarrt erst bei $-5°$ C. zu krystallinischen Nadeln. Der Schmelzpunkt einer Mischung der drei Glyceride muss daher von dem relativen Gehalt an Olein bedingt sein, und wir finden diesen auch um so niedriger, je grösser die relative Oleïnmenge ist. Übrigens zeigt der Schmelzpunkt des Fettes nicht allein bei verschiedenen Tierarten, sondern sogar an verschiedenen Stellen bei einem und demselben Individuum erhebliche Variationen, welche bezeugen, dass die relative Menge des anwesenden Oleïns ziemlich bedeutende Variationen darbietet. Im tierischen Fett kommen ferner, obgleich nur in sehr geringer Menge, freie Fettsäuren vor.

Im Körper ist das Fett zum allergrössten Teil als Einschluss in den Zellen des Fettgewebes zu finden; diese stellen in der That eine Art von Vorratsraum für das Fett dar (vgl. Kap. IV). In sehr geringen Mengen kommt es auch im Blute und in sonstigen Körperflüssigkeiten vor.

Die Fette sind in Wasser unlöslich, von siedendem Alkohol werden sie gelöst, fallen aber beim Erkalten wieder aus. In Aether, Benzol und Chloroform sind sie leicht löslich. Beim Sieden mit Alkalilauge werden sie zersetzt und in Glycerin und Fettsäuren gespalten, welche letztere sich mit dem Alkali zu Seifen verbinden. Aus den Seifen werden die Fettsäuren durch stärkere Säuren frei gemacht. Die Fettsäuren sind wie die Neutralfette in Aether löslich, was dagegen mit den Seifen nicht der Fall ist.

b. Das Cholesterin.

Das Cholesterin ist ein einatomiger Alkohol ($C_{27}H_{45}OH$), der besonders in gewissen Gallenkonkrementen, ferner aber auch im Gehirn, in den Nerven und in den tierischen Zellen überhaupt vorkommt. Aus einer alkoholischen Lösung krystallisiert es in perlmutterglänzenden Blättchen. Mit den höheren Fettsäuren bildet das Cholesterin Ester, welche, im Gegensatz zu den Fetten, gegen zersetzende Einwirkungen sehr widerstandsfähig sind und daher sich ganz besonders zu einem Schutz der Haut eignen, wie sie sich auch an den Haaren und an den Federn finden. Das aus dem Wollfett dargestellte Lanolin hat bereits eine grosse praktische Verwendung gefunden.

c. Die Kohlehydrate.

Als Kohlehydrate bezeichnet man Substanzen, welche aus C, H und O zusammengesetzt sind und bei welchen die zwei letzteren Elemente in demselben Verhältnis wie im Wasser enthalten sind. Diese Definition genügt schon deshalb nicht, weil es andere Substanzen mit denselben relativen Mengen C und H giebt, die doch keine Kohlehydrate sind, und übrigens kann sie in keinem Falle als vom wissenschaftlichen Standpunkte befriedigend angesehen werden. Eine vollständig genügende Definition der Kohlehydrate ist bis jetzt nicht aufgestellt worden; man charakterisiert nur diese Substanzen als aldehyd- oder ketonartige Derivate mehrwertiger Alkohole.

Die Kohlehydrate werden in drei Hauptgruppen geteilt, nämlich Monosaccharide, Disaccharide und Polysaccharide; in jeder von diesen Gruppen finden wir mehrere verschiedene Substanzen.

A. Die Monosaccharide sind die direkten, zum Teil isomeren, zum Teil auch stereoïsomeren Aldehyde, bezw. Ketone der entsprechenden Alkohole. Sie kommen zum Teil in der Natur fertiggebildet vor und sind auch synthetisch dargestellt worden in einer Weise, die indessen nicht hier erörtert werden kann.

Die uns hier interessierenden Monosaccharide sind die Hexosen ($C_6H_{12}O_6$): Dextrose, Mannose, Galaktose und Lävulose, welche die nächsten Oxydationsprodukte der stereoïsomeren, sechswertigen Alkohole Sorbit, Mannit und Dulcit sind. Diese haben folgende Zusammensetzung: $CH_2 \cdot OH - (CH \cdot OH)_4 - CH_2 \cdot OH$. Die Dextrose, Mannose und Galaktose sind die Aldehyde dieser Alkohole ($CH_2 \cdot OH - (CH \cdot OH)_4 - C\overset{H}{\underset{O}{}}$); die Lävulose ist das Keton des Mannits ($CH_2 \cdot OH - (CH \cdot OH)_3 - CO - CH_2OH$).

Gemeinsam für alle diese Substanzen sind folgende Reaktionen. Sie sind direkt gärungsfähig, und zwar werden sie unter dem Einfluss des Hefepilzes in Kohlensäure und Alkohol zersetzt: $C_6H_{12}O_6 = 2C_2H_5 \cdot OH + 2CO_2$. Sie sind leicht oxydierbar und reducieren daher beim Erwärmen in alkoholischen Flüssigkeiten Metalloxyde. Diese ihre Eigenschaft wird zur quantitativen Bestimmung derselben benutzt. — Sie sind meist krystallinische, in Wasser sehr leicht, in Alkohol schwer lösliche Substanzen von süssem Geschmack. Die in der Natur vorkommenden Hexosen drehen in der Lösung die Ebene des polarisierten Lichtes nach rechts oder links. Auch diese Eigenschaft wird zu ihrer quantitativen Bestimmung verwertet.

1. Die Dextrose (Synonyme: Traubenzucker oder Glukose) kommt in süssen Beeren und Früchten (z. B. Trauben), wie in Honig vor. Unter normalen Verhältnissen findet man dieselbe in geringen Mengen im Blut und in der Lymphe; bei der Zuckerkrankheit ist ihre Menge daselbst grösser, auch wird sie bei dieser Krankheit in grossen Quantitäten im Harn gefunden. Die Dextrose dreht die Ebene des polarisierten Lichtes nach rechts.

2. Die Lävulose (Synonyme: Fruchtzucker, Fruktose) kommt zusammen mit der Dextrose in süssen Beeren und Früchten, sowie in Honig vor. Sie dreht die Ebene des polarisierten Lichtes nach links.

Von übrigen Monosacchariden sind Pentosen ($C_5H_{10}O_5$), bisher aber nur in Ausnahmefällen, in tierischen Flüssigkeiten oder unter den Spaltungsprodukten tierischer Stoffe nachgewiesen worden.

B. Die Disaccharide sind anhydrische Verbindungen zweier Moleküle der Monosaccharide, z. B.:

$$2\,C_6H_{12}O_6 = C_{12}H_{22}O_{11} + H_2O.$$

Beim Sieden mit verdünnten Mineralsäuren zerfallen sie unter Wasseraufnahme in Monosaccharide.

Die wichtigsten Disaccharide sind die Saccharose (Rohrzucker), die Laktose (Milchzucker) und die Maltose (Malzzucker): $C_{12}H_{22}O_{11}$.

Die Disaccharide sind krystallisierende, in Wasser leicht lösliche Körper, von süssem Geschmack. Die Laktose und die Maltose reducieren eine alkalische Kupferlösung, was die Saccharose nicht thut.

Durch Kochen mit verdünnten Mineralsäuren, sowie durch gewisse Enzyme werden die Disaccharide unter Wasseraufnahme in Monosaccharide zersetzt, und zwar entstehen dabei aus der Saccharose: Dextrose und Lävulose, aus der Laktose: Dextrose und Galaktose, aus der Maltose zwei Moleküle Dextrose.

Die Saccharose ist rechtsdrehend, bei ihrer Spaltung in Dextrose und Lävulose wird die Lösung, wegen des stärkeren Drehungsvermögens der Lävulose, linksdrehend. Auf Grund dessen heisst die betreffende Spaltung der Saccharose Invertierung. — Unter den Dissacchariden kommt die Laktose in der Milch vor.

C. Die Polysaccharide $(n \times C_6H_{10}O_5)$ sind wie die Disaccharide als Anhydride der Monosaccharide aufzufassen, nur entstehen sie aus der Vereinigung vieler Moleküle der letzteren und haben ein hohes Molekulargewicht, das jedoch bei verschiedenen Polysacchariden verschieden gross ist.

Diese haben keinen süssen Geschmack und sind meist amorph, teils in Wasser löslich, teils quellen sie darin stark auf, und teils werden sie davon weder gelöst, noch sichtbar verändert. Durch verschiedene Eingriffe können sie alle unter Wasseraufnahme in Monosaccharide übergeführt werden.

Die Polysaccharide werden in drei Hauptgruppen geteilt: Stärkearten, Gummiarten und Cellulosearten.

1. Die Stärkearten sind nicht direkt gärungsfähig und reducieren nicht alkalische Kupferlösungen.

Zu diesen gehören a) die vegetabilische Stärke *(Amylum)*. Diese findet sich in vielen Pflanzenzellen in Gestalt von mikroskopischen, runden oder länglichen Körnern abgelagert, die eine organische Struktur besitzen und in kaltem Wasser unlöslich sind. Beim Erhitzen mit Wasser quellen sie bei 50° auf, platzen, lösen sich teilweise und bilden eine schleimige, filtrierbare Lösung, den Stärkekleister. Der lösliche Teil wird Stärke-Granulose genannt, der unlösliche Stärke-Cellulose.

Beim Kochen mit verdünnten Säuren wird die Stärke in Dextrin (siehe unten) und weiter in Dextrose übergeführt. Bei der Verdauung mit Speichel oder Pankreassaft, sowie durch Einwirkung von Malzdiastase wird sie in Dextrin und Maltose gespalten (vgl. Kap. VII).

b) Das Glykogen ist eine tierische Stärke, die im Tierkörper eine sehr grosse Verbreitung hat. Das Glykogen findet sich in fast allen Geweben des Tierkörpers, in grösseren Mengen aber in der Leber und in den Muskeln, sowie in den embryonalen Geweben und ist überhaupt ein Bestandteil aller Gewebe, in denen eine lebhafte Zellneubildung und Zellentwicklung stattfindet.

Das Glykogen stellt ein amorphes, weisses, geruch- und geschmackloses Pulver dar; mit Wasser giebt es eine opalisierende, rechtsdrehende Lösung. Von diastatischen Enzymen wird es, je nach der Natur des Enzyms, in Maltose oder Dextrose verwandelt.

2. Die Gummiarten sind amorphe, durchsichtige, geruch- und geschmacklose Substanzen, die mit Wasser schon in der Kälte klebende Flüssigkeiten bilden. Dieselben sind im Pflanzenreich sehr verbreitet.

a) Unter den Gummiarten beanspruchen die Dextrine hier vor allem unser Interesse, denn sie entstehen als Zwischenprodukte bei der Verwandlung der Stärke im Verdauungsrohre. Sie werden auch bei Erhitzen von Stärke auf 200—210° C u. s. w. erhalten. Bei diesen Umwandlungen der Stärke entstehen der Reihe nach verschiedene Dextrine mit immer geringerem Molekulargewicht.

Die Dextrine sind amorphe, weisse oder weissgelbliche, gummiartige Massen, deren wässerige Lösungen rechtsdrehend sind. Sie sind nicht direkt gärungsfähig.

b) Durch Einwirkung von gespannten Wasserdämpfen soll aus dem Mucin ein tierisches Gummi abgespalten werden können. Dies gilt aber nicht für alles Mucin, denn mehrere Arten Mucin geben hierbei gummiähnliche Substanzen, welche stickstoffhaltig sind und Amidoderivate von Kohlehydraten darstellen.

3. Die Cellulose bildet den Hauptbestandteil der Zellwände aller Pflanzen und zeigt eine organisierte Struktur. Zur Gewinnung von reiner Cellulose digeriert man Pflanzenfasern successive mit verschiedenen Reagentien, wie verdünnten Säuren und Alkalien, Kaliumchlorat und Salpetersäure, Alkohol und Aether. Die Cellulose bleibt dann als ungelöster Rückstand zurück.

Tabelle über die procentische Zusammensetzung der wichtigsten in diesem Kapitel besprochenen Substanzen.

		C	H	N	S	O	P
1.	Eiweiss im allgemeinen	50.6—54.5	6.5—7.3	15.0—17.6	0.3—2.2	21.5—23.5	—
2.	Nucleïne	40.8—42.1	5.4—6.1	16.0—14.7	0.4—0.6	31.1—31.3	5.2—6.2
3.	Nukleïnsäuren	36.1—37.8	5.2—4.5	13.1—15.8	—	36.1—32.7	9.6—9.2
4.	Nukleohiston	48.5	7.0	16.9	0.7	24.0	3.0
5.	Mucin	48.3—50.3	6.4—6.8	11.8—13.7	0.8—1.8	27.4—32.7	—
6.	Chondromukoïd	47.3	6.4	12.6	2.4	31.3	—
7.	Keratin	49.8—58.5	6.4—8.2	11.5—17.5	1.6—5.0	19.6—22.9	—
8.	Elastin	54.0—54.3	7.0—7.3	16.7—16.8	0.4	21.8—21.9	—
9.	Kollagen	50.8	6.5	17.9	0.6	24.3	—
10.	Leim	49.3—50.0	6.5—6.7	17.5—18.4	0.6	25.2—25.4	—
11.	Retikulin	52.9	7.0	15.6	1.9	20.0	0.3
12.	Lecithin	65.4	11.2	1.7	—	17.8	3.8
13.	Fette	76.5	12.2	—	—	11.5	—
14.	Cholesterin	83.9	11.9	—	—	4.1	—
15.	Monosaccharide	40.0	6.7	—	—	53.3	—
16.	Disaccharide	42.1	6.4	—	—	51.5	—
17.	Polysaccharide	44.4	6.1	—	—	49.4	—

Litteratur. Die Lehrbücher der physiologischen Chemie von Hammarsten (3. Aufl., Wiesbaden 1895) und von Neumeister (Jena 1893—1895), welche ich bei der obigen Darstellung hauptsächlich benutzt habe.

VIERTES KAPITEL.

Der Stoffwechsel und die Ernährung.

Die Physiologie des Stoffwechsels und der Ernährung untersucht, welche Substanzen für den Unterhalt und den Zuwachs des Körpers nötig sind, ferner den Umfang der im Körper stattfindenden Verbrennung und endlich die Bedeutung, welche die verschiedenen Substanzen dabei haben.

Die betreffenden Substanzen lassen sich in zwei Gruppen teilen, nämlich in 1) organische Nahrungsstoffe, Substanzen, welche dem Körper potentielle Energie zuführen und also dazu dienen, die im Körper stattfindende Verbrennung zu unterhalten; 2) Wasser und anorganische Nahrungsstoffe. Da der Körper solche Bestandteile ununterbrochen von sich abgiebt, so müssen diese Verluste in der Nahrung ersetzt werden, denn im entgegengesetzten Falle treten schwere Störungen im Befinden des Körpers auf, die zum Tode führen können.

Erster Abschnitt.

Der Stoffwechsel.

§ 1. Zur Methodik der Stoffwechselversuche.

a. Die Einnahmen.

Sowohl die organischen als auch die anorganischen Nahrungsstoffe kommen in unseren gewöhnlichen Nahrungsmitteln miteinander und mit anderen, dem Körper unnützen Substanzen in wechselnden Proportionen gemischt vor. Die chemische Analyse der Nahrungsmittel hat ergeben, dass die organischen Nahrungsstoffe hauptsächlich dreierlei Art sind, nämlich

1) Eiweiss und demselben nahe stehende Substanzen,
2) Fette,
3) Kohlehydrate.

Zu den anorganischen Nahrungsstoffen, welche auch als Aschenbestandteile bezeichnet werden, gehören zahlreiche Salze, welche wir später näher besprechen werden.

Durch die chemische Analyse der aufgenommenen Nahrung erfährt man, wie die Nahrung qualitativ und quantitativ zusammengesetzt ist, und stellt also die Einnahmen des Körpers fest.

Bei der Analyse der Nahrungsmittel und der Faeces wird 1) der Stickstoff bestimmt und daraus durch Multiplikation mit 6.25 das Eiweiss berechnet. Da indessen in den Nahrungsmitteln andere N-haltige Substanzen als Eiweiss sich vorfinden, wird die Eiweissmenge infolge dessen etwas zu hoch erhalten. 2) Als Fett bezeichnet man das durch Aether erhaltene Extrakt, welches jedoch auch andere in Aether lösliche Substanzen enthält. 3) Die Trockensubstanz und die Aschenbestandteile werden durch Eintrocknen bei 100° C, bezw. Einäschern bestimmt und endlich 4) die Kohlehydrate in der Regel dadurch erhalten, dass von der Trockensubstanz das Eiweiss + das Fett + die Asche subtrahiert werden.

b. Die Ausgaben.

Um zu untersuchen, wie sich der Stoffwechsel bei der betreffenden Kost gestaltet, ist es notwendig, auch die gleichzeitigen Ausgaben quantitativ zu bestimmen. Hier und im folgenden werden wir vorläufig nur die organischen Nahrungsstoffe berücksichtigen.

Diejenigen Ausgaben, von welchen hier die Rede ist, sind die Produkte der im Körper stattfindenden Verbrennung. Sie werden durch die Exkretionsorgane, die Lungen, die Haut, den Darm und die Nieren vom Körper abgegeben. Diese Exkrete müssen also gesammelt und analysiert werden.

Der Körper erleidet allerdings auch Verluste an organischer Substanz, welche von der Verbrennung nicht abhängen. Hierher gehören die Verluste durch Abschuppen der Epidermis, Schneiden von Haaren und Nägeln, Abgabe von Sperma und Menstrualblut, die Milchabsonderung. Diese Verluste sind aber entweder so unerheblich, dass sie auf die Resultate der Stoffwechseluntersuchungen gar nicht einwirken, teils treten sie nur ausnahmsweise auf und können in der Regel vermieden werden, wenn nicht die Untersuchung gerade auf sie gerichtet ist.

Die Produkte der Verbrennung im Körper sind Kohlensäure, Wasser und verschiedene N-haltige Substanzen, unter welchen der Harnstoff die wichtigste ist.

Die N-haltigen Zersetzungsprodukte werden fast ausschliesslich durch die Nieren, zum Teil auch durch den Darm und die Haut abgegeben. Die durch den Darm abgegebene N-Menge ist keine grosse, wenn wir nämlich von dem aus der aufgenommenen Nahrung stammenden und im Darme nicht ausgenützten Stickstoff, der ja kein Stoffwechselprodukt darstellt, absehen. Bei Versuchen an Menschen, welche eine Kost mit einem äusserst geringen N-Gehalt erhielten, haben Rubner und Rieder in den entsprechenden Darmentleerungen 0.54 — 1.36 g N pro die gefunden. Diese N-Menge stammte natürlich aus den Darmsekreten. Auch bei hungernden Menschen bildet sich aus Verdauungsflüssigkeiten, abgestossenen Darmepithelien u. s. w. ein Darminhalt, der pro die etwa 0.11 — 0.45 g N enthält. Nach den vorliegenden Erfahrungen können wir also sagen, dass etwa 1 g des vom Körper

als Stoffwechselprodukt abgegebenen Stickstoffes in den Darmentleerungen anzutreffen ist.

Im Harn scheidet ein erwachsener Mensch pro die etwa 15—16 g N aus. Diese Menge zeigt übrigens sehr grosse Schwankungen und ist vor allem von der Menge des in der Kost aufgenommenen Stickstoffes abhängig.

Ob freier Stickstoff als Stoffwechselprodukt in merkbarer Menge durch die Haut und die Lungen abgegeben wird, ist eine Frage, die ihrer Zeit lebhaft erörtert worden ist. Aus den besten hierher gehörigen Untersuchungen geht jedoch mit grosser Bestimmtheit hervor, dass dies nicht der Fall ist (Pettenkofer und Voit). Am deutlichsten wird dies durch die Erfahrungen über das N-Gleichgewicht bewiesen. Wenn man nämlich einem Tiere eine Zeit lang ein Futter giebt, das Tag für Tag genau die gleiche N-Menge enthält und auch in bezug auf die N-freien Nahrungsstoffe keine Variationen darbietet, so findet man, dass nach einigen Tagen im Harn und in den Faeces genau so viel Stickstoff [und Schwefel] erscheint, als mit dem Futter dem Körper zugeführt worden ist. Dieser Zustand heisst N-Gleichgewicht. Als Beispiel davon teile ich folgende Versuche von Gruber hier mit.

	Versuchstag	N-Zufuhr; g	N-Abgabe; g	Proc.-Differenz	S-Zufuhr; g	S-Abgabe; g
I.	1—5	90.00	89.81	— 0.21	—	—
	6—12	131.60	132.75	+ 0.88	—	—
II.	1—2	35.80	36.16	+ 1.00	—	—
	3—11	144.40	143.13	— 0.86	—	—
III.	1—7	154.81	153.02	— 0.51	—	—
	8—17	213.72	213.26	— 0.21	12.77	12.79

Da die Stickstoffmenge des Harnes und der Faeces derjenigen des Futters genau gleich ist, ist es wenigstens sehr wenig wahrscheinlich, dass Stickstoff in bemerkenswerter Menge durch die Respiration abgegeben werden sollte, sei es in freier Form, sei es in irgend welchen gasförmigen Verbindungen.

Wenn aber einem Tiere eine Lösung von salpetersaurem oder salpetrigsaurem Ammoniak gegeben wird, so erscheint in der That in der Respiration freier Stickstoff. Die Reaktion erfolgt dabei wahrscheinlich nach der Formel $NH_4NO_2 = N_2 + 2H_2O$. Für die normalen Zersetzungsprozesse im Tierkörper bedeutet dies selbstverständlich nichts, denn die erwähnten Ammoniakverbindungen sind keine Bestandteile unserer gewöhnlichen Nahrung (Tacke und Zuntz).

Unter den gasförmigen Ausscheidungen befindet sich auch Ammoniak, dessen Menge aber so gering ist, dass diese auf die Stoffwechseluntersuchungen gar keinen Einfluss ausübt.

In der Regel ist dasselbe auch mit der Harnstoffabgabe im Schweiss der Fall. Wenn aber die Schweissabsonderung erheblich, z. B. durch ein Dampfbad oder eine starke Arbeit gesteigert wird, so steigt der N-Gehalt des Schweisses so erheblich an, dass seine Vernachlässigung einen nicht unbeträchtlichen Fehler veranlasst. Unter solchen Umständen hat man nämlich bis zu 0.76 g N im Schweiss gefunden; die gleichzeitige N-Abgabe im Harn war 15.9 g, also enthielt der Schweiss in diesem Falle 4.8 Proc. des durch die Nieren ausgeschiedenen Stickstoffes (Argutinsky).

Im allgemeinen braucht man aber nur den Stickstoff im Harn und in den Faeces zu berücksichtigen. Der als Stoffwechselprodukt in den letzteren erscheinende Stickstoff kann nur beim Hungern oder bei N-freier Kost direkt bestimmt werden. Bei Nahrungsaufnahme ist es nicht möglich, diesen Stickstoff von dem in nicht ausgenütztem Rückstand der Kost zu trennen; man

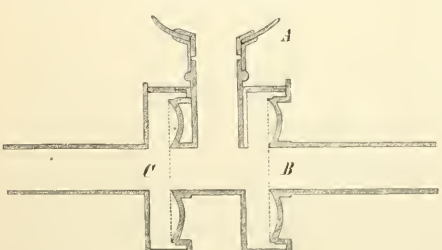
rechnet dann von der totalen N-Menge in den Faeces etwa 1 g als Produkt des Stoffwechsels.

Durch Multiplikation der Gesamtmenge des als Produkt des Stoffwechsels abgegebenen Stickstoffes mit 6.25 wird die Gesamtmenge des im Körper zersetzten Eiweisses erhalten.

c. Die Methoden für die Bestimmung der Ausgaben des Körpers.

Das Sammeln des Harns und der Faeces bietet ja keine Schwierigkeiten dar, und auch die N-Bestimmungen sind sehr leicht auszuführen, seit Kjeldahl seine vorzügliche N-Bestimmungsmethode kennen gelehrt hat. Weit schwieriger stellt sich die Bestimmung der Kohlenstoffabgabe.

Da der Kohlenstoff in den Faeces zum grössten Teil der eingeführten Nahrung entstammt, braucht man ihn nur ausnahmsweise zu berücksichtigen. Im Harn ist der C-Gehalt nur gering und kann ohne Schwierigkeit durch die Elementaranalyse bestimmt werden; in der Regel ist dies aber nicht nötig, denn für die meisten Zwecke ist es genügend, ihn aus dem N-Gehalt des Harns nach der Relation N : C = 1 : 0.67 zu berechnen. Der Fehler, der hierdurch entsteht, hat angesichts der geringen Menge des im Harn abgegebenen Kohlenstoffes keine wesentliche Bedeutung.



Figur 33. Respirationsventil, nach Lovén. Längendurchschnitt. *A*, das Mundstück. *B* und *C* sind dünne Membranen, welche die Inspirations- und die Exspirationsluft trennen. Inspiration durch *B*, Exspiration durch *C*.

Um die in Form von Kohlensäure bei der Respiration stattfindende C-Abgabe sowie die gleichzeitige Sauerstoffaufnahme zu bestimmen, muss man ziemlich komplicierte Methoden anwenden, welche sämtlich schon von Lavoisier benutzt, später aber vielfach entwickelt und verbessert worden sind.

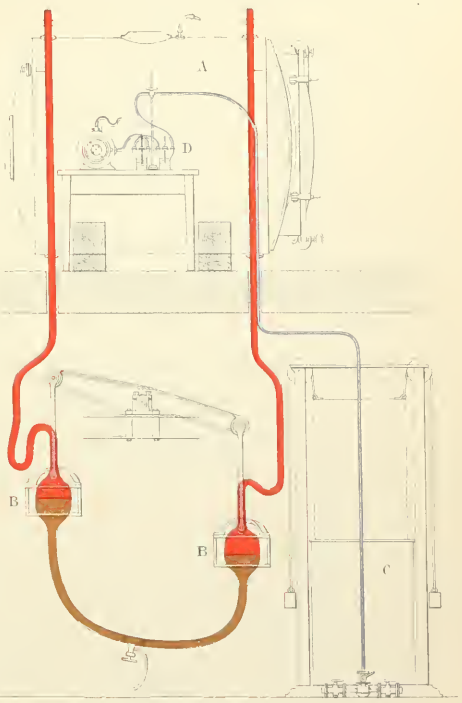
Die einfachste, wenn auch nicht die befriedigendste Methode ist die, unter der Anwendung einer Gesichtsmaske die Respirationsprodukte aufzusammeln. Die Maske steht durch Schläuche mit Apparaten zur Messung und Aufsammlung der in- bezw. exspirierten Luft in Verbindung. Die Inspirations- und Exspirationsluft werden durch selbstthätige Ventile getrennt (Fig. 33). Statt der Gesichtsmaske benutzt man auch eine zwischen die Lippen und die Zahnreihen gestellte und mit einer Röhre versehene Guttaperchaplatte, welche viel sicherer als die Maske einen luftdichten Verschluss des Mundes gegen die umgebende Luft bewirkt. Endlich werden die Luftproben analysiert.

Bei dieser Methode wird natürlich die Hautatmung nicht bestimmt, indessen hat dies auch keine Bedeutung, da diese nur ganz unbedeutend ist (vgl. Kap. XIII). Wichtiger ist es, dass es mit dieser Methode sehr schwierig, ja fast unmöglich ist, Versuche zu machen, die länger als etwa $^1/_4$—1 Stunde dauern. Bei Untersuchungen aber, bei welchen die CO_2- und Wasserabgabe und die O-Aufnahme für eine längere Zeit, etwa

für einen ganzen Tag bestimmt werden müssen, ist es notwendig, andere Methoden zu benutzen.

Zu diesen Zwecken hat man mehrere Respirationsapparate konstruiert, unter welchen wir die folgenden in aller Kürze beschreiben wollen.

1. Der Respirationsapparat von Regnault und Reiset. Das Prinzip dieses Apparates ist, dass das Versuchstier in einem Luftraum von bekannter Grösse eingeschlossen wird; die bei der Atmung gebildete Kohlensäure wird durch Aetzkalilauge absorbiert, und wenn die Luft dadurch verdünnt wird, strömt von einem besonderen Behälter reiner Sauerstoff in solcher Menge hinzu, dass der frühere Luftdruck wieder hergestellt wird. — Die Konstruktion des Apparates, wie er für Versuche an Menschen von Hoppe-Seyler abgeändert ist, ist folgende (Fig. 34). In dem 4.8 cbm fassenden Raum (*A*) verweilt die Versuchsperson. Durch eine weite Röhrenleitung (rot) jederseits oben am vorderen und hinteren Ende wird Luft abwechselnd aus dem Raume abgesogen in vier grosse, teils mit starker Ätzkalilauge (braun) gefüllte Flaschen (*B*, *B*), welche in einem Bewegungsapparat befestigt sind und durch einen Wassermotor in der Weise bewegt werden, dass die Kalilauge beim Aufsteigen der Flaschen der einen Seite durch die verbindenden Kautschukschläuche in die beiden Flaschen der anderen Seite abfliesst und an ihrer Stelle Luft aus der Respirationskammer ansaugt, während auf der anderen Seite ein ebenso grosses Luftvolumen durch eine gleichweite Röhrenleitung nach der Kammer zurückgepresst wird und nahe am Boden dort wieder hineinströmt. Aus einem Gasometer (*C*), welcher Sauerstoff enthält, geht durch ein enges, kupfernes Rohr (blau) Sauerstoff durch eine mit Ätzkalilauge gefüllte Waschflasche, darauf durch eine mit Wasser gefüllte Flasche (*D*) zur Gasuhr und tritt dann in die Respirationskammer ein.



Figur 34. Respirationsapparat von Hoppe-Seyler.

2. Der Respirationsapparat von Pettenkofer. Dieser Apparat besteht aus einer Respirationskammer von 12.7 cbm Inhalt, in welcher durch Luftpumpen ein ununterbrochener Luftwechsel stattfindet. Sowohl von der einströmenden, als von der ausströmenden Luft wird eine Generalprobe genommen, indem ununterbrochen vom Beginn bis zum Schluss des Versuches, durch besondere Einrichtungen, ein immer gleich grosser Bruchteil der gesamten ein- bezw. ausströmenden Luft durch Apparate zur Absorption der Kohlensäure und des Wassers geleitet wird.

3. Der Respirationsapparat von Sondén und Tigerstedt (Fig. 35). Die Versuchsperson wird in ein gewöhnliches Zimmer von 100.6 cbm Inhalt gebracht. Wände, Decke und Boden dieses Zimmers sind durch daran genageltes und in den Fugen gelötetes Zinkblech luftdicht gemacht. Durch ein Wasserpumpwerk (E) wird Luft von der Respirationskammer abgesaugt und durch nasse Gasuhren gemessen. Statt der ausventilierten Luft strömt frische Luft von aussen in das Zimmer hinein. Eine gleichmässige Mischung der Luft in der Respirationskammer wird durch einen Flügelradventilator unterhalten.

Um Luft zur Analyse zu erhalten, zweigt sich eine enge Röhre von der Hauptleitung (rot) ab, und in derselben wird durch eine Wasserluftpumpe eine stetige Strömung unterhalten, so dass die Luft daselbst immer dieselbe Zusammensetzung hat wie die in die Hauptleitung strömende. Zu bestimmten Zeiten werden dann aus dieser Zweigleitung Proben zur Analyse genommen (in den Behälter A); die Analyse (nur Kohlensäure) geschieht nach der von Pettersson angegebenen gasanalytischen Methode (B).

Die Menge der während eines bestimmten Abschnittes gebildeten Kohlensäure wird beim Apparat von Regnault und Reiset durch Titrierung der Kalilauge und volumetrische Analyse der Luft im Luftraum vor und nach dem Versuche bestimmt. Die Sauerstoffzehrung geht durch Beobachtung des Sauerstoffbehälters und Analyse des Luftraumes hervor. — Beim Pettenkofer'schen Apparat wird die Kohlensäure durch Barytlauge absorbiert und diese titriert; da man nun weiss, ein wie grosser Teil der gesamten ein- und ausströmenden Luft durch die Absorptionsröhren gegangen ist, hat man die durch Titrierung gefundene CO_2-Menge mit einem entsprechenden Koefficienten zu multiplicieren. Endlich muss auch die Luft in der Respirationskammer vor und nach dem Versuch analysiert werden.

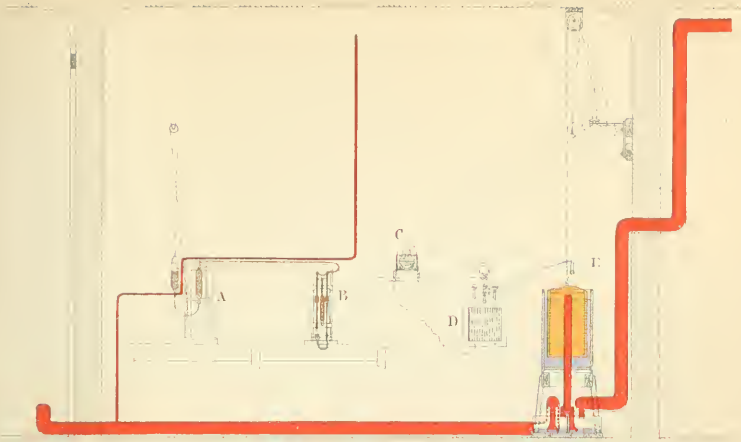
Im Apparat von Regnault und Reiset hat man meines Wissens nicht versucht, die Wasserdampfabgabe zu bestimmen. Pettenkofer hat auch den Wasserdampf durch Absorption zu bestimmen versucht; es finden sich aber bei der Wasserdampfbestimmung so zahlreiche, unvermeidliche Fehlerquellen, vor allem durch Absorption von Wasserdampf an den Wänden der Respirationskammer, dass die betreffenden Bestimmungen in der Regel nicht sehr genau sein können.

Unter der Voraussetzung, dass die Wasserdampfbestimmung richtig sei, berechnete Pettenkofer, unter Berücksichtigung der Gewichtsveränderung seitens der Versuchsperson u. s. w., den Sauerstoffverbrauch. Da nun aber die Wasserbestimmung bei weitem nicht genau genug ist, so kann auch die Sauerstoffbestimmung keine grössere Bedeutung beanspruchen.

Auch im Apparat von Sondén und Tigerstedt kann nur die Kohlensäure mit genügender Genauigkeit bestimmt werden. Wenn die Ventilationsgrösse nicht allzu beträchtlich ist, berechnet sich die während einer gewissen Zeit abgegebene Kohlensäuremenge in folgender Weise. Das Volumen der Respirationskammer sei A, der Gehalt an CO_2 zu Anfang der Periode β ‰, zu Ende der Periode γ ‰, die Ventilationsgrösse V und der CO_2-Gehalt der äusseren Luft 0.32 ‰. Dann hat also der Kohlensäuregehalt in der Respirationskammer um $(\gamma - \beta)$ ‰ zugenommen, was einer Zunahme von $(\gamma - \beta)\, A$ Liter entspricht. Der mittlere CO_2-Gehalt ‰ der ausventilierten Luft ist $\frac{\gamma + \beta}{2}$; mit dieser Luft sind also $\frac{\gamma + \beta}{2}\, V$ Liter der gebildeten Kohlensäure aus der Respirationskammer entfernt worden. Es ist aber statt der ausventilierten Luft (V) eine gleiche Menge frische Luft mit 0.32 ‰ CO_2 in die Kammer eingetreten. Diese CO_2-Menge, 0.32 V, muss daher von der früher berechneten abgezogen werden und die während der betreffenden Periode in der Kammer faktisch abgegebene CO_2-Menge (in Litern) ist also

$$(\gamma - \beta)\, A + \left(\frac{\gamma + \beta}{2} - 0{,}32\right) V.$$

Wenn die Ventilation stärker ist, muss die von Lenz angegebene Ventilationsformel zur Berechnung der CO_2-Abgabe benutzt werden.



Figur 35. Respirationsapparat von Sondén und Tigerstedt. *A*, Behälter zur Probenahme; *B*, Apparat zur Analyse der Kohlensäure; *C*, Elektromotor; *D*, Rheostat; *E*, Wasserpumpwerk.

Übrigens versteht es sich von selbst, dass bei allen Versuchen, wo gasanalytische Methoden zu Verwendung kommen, die nötigen Korrektionen für Temperatur, Barometerdruck und Wasserdampf gemacht werden müssen.

d. Beispiel eines Stoffwechselversuches.

Die folgende Tabelle enthält eine Zusammenstellung der Einnahmen und Ausgaben bei einem Versuch mit gemischter Kost.

Versuchsdauer: zwei Tage. Das Versuchsindividuum, ein 26jähriger Mann von etwa 65 kg Körpergewicht, hatte vor diesen Tagen fünf Tage lang gehungert.

Einnahmen.

Kost	Totalmenge	N	C	Wasser	Fixa	Eiweiss	Fett	Kohlehydrate	Asche	Alkohol
Brot	373	7.3		36	337	46	4	278	9	—
Butter	388	0.4		37	351	3	337	4	7	—
Käse	116	4.3		56	60	27	35	—	5	—
Pökelfleisch	26	1.1		16	10	9	—	—	2	—
Milch	2313	11.3		2047	266	71	85	95	16	—
Bouillon	658	11.8		580	78	74	—	—	9	—
Bier	1413	1.2		1273	77	8	—	67	3	59
Beefsteak	700	20.6		533	167	129	33	—	7	—
Kartoffelpüree	452	0.9		359	93	6	1	82	5	—
Trinkwasser	2335	—		2335	—	—	—	—	—	—
Summa[1])	8773	59.3	831.6[2])	7275	1439	371	497	525	61[3])	59

[1]) In dieser Tabelle sind die Einzelangaben auf Gramm abgerundet, was bei der Berechnung der Summen nicht der Fall gewesen ist. — [2]) Berechnet. — [3]) Dazu noch das zum Salzen der Kost benutzte Kochsalz.

Ausgaben.

	Totalmenge	N	C	Wasser	Fixa	Eiweiss	Fett	Kohlehydrate	Asche
Respiration	2701	—	453.0	2248[1])	—	—	—	—	—
Harn	2564	41.5	32.5	2490	—	—	—	—	21
Faeces	455	4.8	43.8	363	91.6	30	20	27	15
Summa:	5720	46.3	529.3	5101	91.6	30	20	27	36

Während dieser zwei Tage waren also die Einnahmen beträchtlich grösser als die Ausgaben. Im Körper blieben von dem zugeführten Stickstoff 13 g = (13×6.25 =) 81.3 g Eiweiss und vom Kohlenstoff 302.3 g zurück. 81.3 g Eiweiss enthalten 42.7 g C (im Eiweiss verhält sich N : C im Mittel wie 1 : 3.28), der übrige Kohlenstoff 259.6 g wird aller Wahrscheinlichkeit nach als Fett angesetzt und zwar entstehen daraus 339 g Fett, da 100 g C sich in 131 g Fett vorfinden. Von der Asche blieben 25.0 g im Körper zurück.

Während dieser zwei Tage hat der Körper also 498 g Kohlehydrate, 59 g Alkohol und [497 — (339 + 20) =] 138 g Fett zersetzt. Die zersetzte Eiweissmenge findet sich durch Multiplikation der N-Menge des Harns + 1 g N in den Faeces pro Tag (vgl. S. 76) mit 6.25, also gleich 271.9 g.

§ 2. Die potentielle Energie der Nahrungsstoffe.

Der in einem brennbaren Stoff enthaltene Kraftvorrat wird durch die Wärmemenge, welche bei der Verbrennung dieses Stoffes entsteht und für jeden einzelnen Stoff konstant ist, gemessen. Die kalorimetrisch bestimmten Wärmewerte der wichtigsten hier in Frage kommenden Substanzen (pro 1 g) sind in der folgenden Tabelle enthalten. Alle Angaben beziehen sich auf 1 g und die Wärmewerte werden hier, wie im folgenden, in grossen Kalorien (WE) ausgedrückt.

Substanz	Trockene Substanz	Aschenfreie Substanz	Autor
Eiweiss[2])	5.754	5.778	Rubner
Muskel (entfettetes Fleisch)	5.345	5.656	„
Schweinefett	—	9.423	„
Butterfett	—	9.231	Stohmann und Langbein
Traubenzucker	—	3.692	Stohmann
Milchzucker	—	3.877	„
Rohrzucker	—	4.116	„
Reisstärke	—	4.191	„

[1]) Berechnet.

[2]) Fleisch mit Wasser, Alkohol und Äther ausgezogen.

Wenn Fett oder Kohlehydrate im Körper verbrennen, so werden sie vollständig in Kohlensäure und Wasser oxydiert. Ihr kalorimetrisch bestimmter Wärmewert muss also, wenn das Prinzip der Erhaltung der Energie auch für den lebenden Körper gültig ist, für den Tierkörper gelten.

Ganz anders verhält es sich mit dem Eiweiss. Die Schlussprodukte des Eiweissumsatzes im Körper sind nämlich nicht alle vollständig oxydiert, und die N-haltigen Zersetzungsprodukte repräsentieren noch eine nicht geringe Menge von potentieller Energie. Von dem kalorimetrisch bestimmten Wärmewert des Eiweisses müssen wir daher, wenn Eiweiss im Körper verbrennt, den Wärmewert der betreffenden Zersetzungsprodukte in Abzug bringen. In dieser Hinsicht ist Rubner auf folgende Weise zu Wege gegangen.

Er fütterte einen kleinen Hund mit demselben Eiweissmaterial, welches zu der Bestimmung der Verbrennungswärme des Eiweisses gedient hatte, und bestimmte die Verbrennungswärme des entsprechenden Harnes. Diese betrug pro 1 g zersetztes Eiweiss 1.0945 WE. Ferner bestimmte er die Verbrennungswärme des entsprechenden Kotes, welche pro 1 g Eiweiss gleich 0.1854 WE war. Endlich brachte er für die Quellung der Eiweissstoffe und für die Lösung des Harnstoffes noch 0.05 WE in Abzug.

Von 1 g trockenem aschenhaltigem Eiweiss bleibt also als physiologischer Nutzeffekt $5.754 - [1.0945 + 0.1854 + 0.0500] = 4.424$ WE.

In analoger Weise wurde der physiologische Nutzeffekt des trockenen entfetteten aschenhaltigen Muskels gleich 4.001 WE und der bei Hunger zu Grunde gehenden Eiweisssubstanz des Körpers gleich 3.842 WE gefunden.

Wie schon erwähnt, berechnet man bei Stoffwechseluntersuchungen die Grösse des Eiweissumsatzes aus der N-Menge der Exkrete. Die hier angeführten Zahlen ergeben pro 1 g N in den Exkreten: Eiweiss 26.66, Muskel 25.98, bei Hunger zu Grunde gehende Substanz 24.94 WE.

Bei den meisten Stoffwechseluntersuchungen handelt es sich aber nicht um reines Muskelfleisch, reine Stärke, um eine bestimmte Fettart u. s. w., sondern die Nahrung stellt ein Gemisch von mehreren verschiedenen Eiweisskörpern, Fettarten und Kohlehydraten dar, und man muss schon sehr zufrieden sein, wenn man durch eine direkte Analyse der betreffenden Kost die Mengen von Eiweiss, Fett und Kohlehydraten bestimmen kann, und wird von vornherein darauf verzichten müssen, die einzelnen Eiweissarten u. s. w. darin zu berücksichtigen, denn eine solche genaue Analyse würde jeden Stoffwechselversuch ganz unausführbar machen. Rubner hat daher aus den vorliegenden Bestimmungen mittlere Werte für die physiologische Verbrennungswärme der Hauptgruppen der organischen Nahrungsstoffe berechnet. Diese Standardzahlen, welche wir im folgenden benutzen werden, sind für

1 g Eiweiss	4.1 WE
1 g Fett	9.3 WE
1 g Kohlehydrate	4.1 WE

Von dem Standpunkte des Prinzips von der Erhaltung der Energie ist von vornherein anzunehmen, dass diese theoretisch berechneten Wärmewerte auch für den lebendigen Körper richtig sein müssen. In der That besitzen wir direkte experimentelle Beweise dafür, Beweise, welche ausserdem dadurch, dass sie die Richtigkeit dieses Postulates darthun, für die ganze Physiologie von der grössten Bedeutung sind.

Schon im Jahre 1883 zeigte Rubner durch eine lange Versuchsreihe, deren Einzelheiten hier nicht angeführt werden können, dass die verschiedenen organischen Nahrungsstoffe einander in Gewichtsmengen vertreten, welche nahezu gleich grossen Wärmewerten entsprechen, wie die folgende Tabelle näher darthut.

Vertretungswerte der verschiedenen Nahrungsstoffe.

	100 g Fett entsprechen		
	am Tier direkt bestimmt	kalorimetrisch bestimmt	Differenz in %
Syntonin	225	213	+ 5,6
Muskelfleisch	243	235	+ 4,3
Stärkemehl	232	229	+ 1,3
Rohrzucker	234	235	0
Traubenzucker	256	255	0

Hierdurch war das obige Postulat zur Genüge erfüllt. Rubner hat die betreffenden Untersuchungen noch weiter fortgesetzt (1893) und an Hunden zu gleicher Zeit kalorimetrisch die Wärmeabgabe, sowie in der oben dargestellten Weise den Gesamtstoffwechsel bestimmt und aus dem letzteren nach seinen Standardzahlen die Grösse der Wärmebildung im Körper berechnet. Ich teile diese ausserordentlich wichtige Versuchsreihe in extenso hier mit.

Nr.	Tier	A Wärmeproduktion pro Tag aus dem Stoffwechsel berechnet	B Wärmeabgabe pro Tag, nach kalorim. Best.	Versuchsdauer; Tage
1.	Hund I (Hunger)	259.3	261.0	5
2.	Hund II (Hunger)	545.6	528.3	2
3.	Hund I Fleisch	329.9	333.9	1
4.	Hund I Fett	302.0	299.1	5
5.	Hund I Fleisch u. Fett	332.1	330.0	12
6.	Hund I Fleisch u. Fett	311.6	311.0	8
7.	Hund I Fleisch	375.0	379.5	6
8.	Hund II Fleisch	683.0	681.3	7

Die mittlere Differenz zwischen A und B beträgt nur 1.01 Procent. Durch diese Versuche ist also experimentell nachgewiesen, dass die Nahrungsstoffe bei ihrer Verbrennung im Körper dieselbe Wärmemenge entwickeln, als wenn sie ausserhalb des Körpers verbrennen.

§ 3. Der Stoffwechsel bei Hunger.

Der Stoffwechsel gestaltet sich in mehreren Beziehungen am einfachsten beim Hunger, wann der Körper ausschliesslich von dem in ihm aufgespeicherten Verbrennungsmaterial lebt.

a. Der allgemeine Zustand bei Hunger.

Im allgemeinen stellt man sich vor, dass der Hungerzustand ein sehr peinlicher sei. Dies ist jedoch nicht der Fall. Sowohl Beobachtungen an hungernden Tieren, wie auch die in der letzten Zeit an Menschen ausgeführten Hungerversuche ergeben, dass von wirklichen Schmerzen keine Rede sein kann.

Im Anfang, am ersten Hungertage stellt sich das Hungergefühl besonders zu den gewöhnlichen Esszeiten ein, verschwindet aber im weiteren Verlauf des Hungerns bald, so dass es sogar eintrifft, dass das Individuum, wenn ihm wieder zu essen gestattet wird, anfangs keine eigentliche Esslust hat. Es kann weiter der Fall sein, dass während des Hungerns von Zeit zu Zeit Mageustörungen der einen oder anderen Art auftreten, diese sind aber in der Regel nur ziemlich unbedeutend.

Auch nach Wasser haben hungernde Tiere und Menschen kein grosses Bedürfnis. Es kann geschehen, dass hungernde Hunde, auch wenn ihnen Wasser geboten wird, nicht trinken. Und auch Menschen geben beim Hungern viel mehr Wasser von sich, als sie zu sich nehmen.

Was für den Hungerzustand dagegen besonders charakteristisch ist, ist die fortwährend zunehmende Kraftlosigkeit. Tiere, die längere Zeit gehungert haben, liegen meist schlafend in ihrem Käfig, und endlich bildet sich ein schlafsüchtiger Zustand aus. Die Fähigkeit zu gehen und zu stehen nimmt mit jedem Tage mehr und mehr ab, während die nervösen Funktionen noch vollkommen intakt zu sein scheinen. Kurze Zeit vor dem Tode liegen aber die Tiere paralytisch wie leblose Massen da. Es treten Störungen in der Respiration ein, bis diese immer langsamer und langsamer wird und endlich für immer stillsteht.

Dass unter Umständen die Adynamie, trotz lange andauerndem Hungern, nicht besonders ausgeprägt ist, geht vor allem aus den Beobachtungen an Succi hervor. Dieser hungerte 30 Tage lang und wurde dabei von Luciani beobachtet. Am zwölften Hungertage konnte er einen Ritt von 1 Stunde 40 Minuten machen; am selben Abend ging er viel im Zimmer umher, machte einen Dauerlauf von acht Minuten mit drei jungen Studenten und hielt noch eine Fechtübung aus. An diesem Tage hatte er 19900 Schritte gemacht. Am dreiundzwanzigsten Hungertage besuchte er am Abend Volksspiele, machte hier zwei Gänge auf Säbel, den er mit Ausdauer, Kraft und Gewandtheit führte. An diesem Tage hatte er 7000 Schritte gemacht.

Die Pulsfrequenz nimmt während des Hungerns bei Ruhe in einem sehr geringen Grade ab. Schon bei geringfügigen Bewegungen nimmt sie aber in einem viel höheren Grade als normal zu.

Die Körpertemperatur (Rectum) hält sich lange Zeit normal oder sinkt um etwa 0.1°—0.3° C.; erst in den letzten (3—9) Tagen vor dem Tode sinkt sie bis zum Eintritt des Todes rasch und jäh.

Das Körpergewicht nimmt ganz allmählich ab. Bei den länger dauernden Hungerversuchen an Menschen betrug die mittlere tägliche Gewichtsabnahme während der ersten 5—10 Tage in Procenten des Anfangsgewichtes etwa 1.0—1.5.

Während des Hungerns bildet sich aus zerfallenen Darmepithelien und aus den Verdauungssäften ein Inhalt (vgl. Kap. VII), der entweder während des Hungerns oder nach demselben entleert wird. Nach den Beobachtungen an hungernden Menschen ist die

Menge dieser „Hungerfaeces" berechnet pro die frisch 9.5—22.0 g, trocken 3.8—2.0; die darin enthaltene N-Menge 0.316—0.113, das Ätherextrakt 1.35—0.44 g, die Asche 0.48—0.25 g. Die mikroskopische Untersuchung des Kotes zeigt in einer feinkörnigen amorphen Grundsubstanz sehr zahlreiche, feine, nadelförmige, zum Teil gebogene Krystalle aus Fettsäuren, aber keine eigentlichen Formbestandteile.

b. Der Stoffwechsel bei verschieden grossen hungernden Tieren.

Wenn man den Gesamtstoffwechsel bei erwachsenen Tieren derselben Art, aber von verschiedener Körpergrösse beim Hungern untersucht, so zeigt es sich, wie aus der folgenden Tabelle hervorgeht, dass derselbe bei grösseren Tieren (Hunden) auf Kilogramm Körpergewicht berechnet geringer ist als bei kleineren Tieren (Rubner).

Nr.	Körpergewicht; Kilogramm	N-Abgabe; Gramm pro Körperkilo	Fett zersetzt; Gramm pro Körperkilo	WE pro Körperkilo
1.	30.40	0.17	3.28	35.3
2.	23.71	0.26	3.51	39.7
3.	19.20	0.17	4.24	44.4
4.	17.70	0.31	3.94	45.0
5.	10.99	0.14	5.74	58.8
6.	6.45	0.35	5.51	60.9
7.	3.10	0.59	7.46	85.3

Auch für verschiedene Tierarten gilt dieselbe Regel, dass der Stoffwechsel bei grossen Tieren im Verhältnis zum Körpergewicht geringer ist als bei kleinen:

Gesamtstoffwechsel pro Körperkilo.

Nr.		Körpergewicht; Kilogramm	WE pro Kilogramm
1.	Mensch	70.6	32.9
2.	Hund	30.4	35.3
3.	Hund	17.7	45.0
4.	Hund	3.1	85.3
5.	Kaninchen	2.9	50.2
6.	Kaninchen	2.05	58.5
7.	Meerschweinchen	0.672	223.1

Die Ursache dieser merkwürdigen Erscheinung ergiebt sich zum Teil wenigstens durch folgende Erwägungen.

Je kleiner ein Tier ist, um so grösser ist seine Körperoberfläche im Verhältnis zum Volumen und Gewicht des Körpers. Angenommen, wir haben zwei Kugeln, die eine A von 2, die andere B von 4 cm Durchmesser; die Oberfläche von A ist dann 12.56, die von B 50.24 qcm; ihre Volumina sind 4.18 bezw. 33.49 kcm. Bei der kleineren Kugel ist das Verhältnis Volumen-Oberfläche wie 1 : 3, bei der grösseren wie 1 : 1.5.

Der Wärmeverlust des Tierkörpers geschieht zum grössten Teil (etwa $^4/_5$) durch die Haut, und die durch die Haut abgegebene Wärmemenge ist selbstverständlich der Hautoberfläche etwa proportional. Damit sich die Körpertemperatur konstant erhalte, muss

auch die Wärmebildung, d. h. der Stoffwechsel, der Hautoberfläche proportional sein. Wenn also ein grosses und ein kleines warmblütiges Tier, welche alle beide sich in Bezug auf die Dichte ihrer Haare nicht viel unterscheiden, bei derselben Aussentemperatur dieselbe Körpertemperatur haben sollen, so muss das kleine Tier im Verhältnis zu seinem Körpergewicht mehr Wärme als das grosse Tier bilden, d. h. der pro Körperkilo berechnete Stoffwechsel muss bei jenem grösser sein als bei diesem (C. Bergmann).

Daraus können wir ferner folgern, dass, unter den gegebenen Bedingungen, der Stoffwechsel pro Quadratmeter der Körperoberfläche bei grossen und kleinen Tieren gleich gross ist, was durch die Erfahrung vollauf bestätigt wird. Wir finden nämlich aus den S. 84 angeführten Versuchen für den Gesamtstoffwechsel pro Quadratmeter Körperoberfläche die folgenden Werte:

Nr.	Körpergewicht	WE
1.	30.40	977
2.	23.71	1069
3.	19.20	1135
4.	17.70	1040
5.	10.99	1109
6.	6.45	1054
7.	3.10	1091

c. Der Zerfall von Eiweiss und Fett beim Hungern.

Um eine nähere Kenntnis des Stoffwechsels beim Hungern zu erhalten, ist es notwendig, die Zersetzung des Eiweisses und des Fettes näher zu erörtern. Wie schon aus der Tabelle S. 84 ersichtlich ist, zeigt der relative Anteil des Eiweisses und des Fettes im Stoffwechsel bei verschiedenen Tieren derselben Art nicht unerhebliche Variationen. Dies scheint vor allem von dem relativen Reichtum an Fett bei verschiedenen Tieren abhängig zu sein. Bei einem fettreichen Körper kann das Fett in einem höheren Grade als bei einem mageren den Bedarf des Körpers decken, bei einem mageren Körper muss also das Eiweiss in relativ grösserer Menge zu Grunde gehen.

Diese Deutung gewinnt eine Stütze durch Untersuchungen über den Stoffwechsel bei länger dauerndem Hungern. Bei gut genährten Tieren nimmt die N-Ausscheidung allmählich von Tag zu Tag bis zum Tode ab, während bei schlechter genährten Tieren nach einer vorläufigen Abnahme eine beträchtliche Zunahme der N-Abgabe erscheint. Diese Verschiedenheit hängt mit dem Fettreichtum unzweifelhaft zusammen; im ersten Falle hat das Tier bis zum Tode eine hinreichende Fettmenge zur Verfügung gehabt, während im zweiten Fall das vorhandene Körperfett schnell verbraucht worden ist und infolgedessen nun Eiweiss in grösserer Menge zersetzt wird, um den Anforderungen des Körpers zu genügen. Diese Schlussfolgerung wird übrigens durch den folgenden Versuch an Kaninchen von Rubner direkt bestätigt:

Tag	N, Durchschnitt pro Tag; g	Fett, Durchschnitt pro Tag; g
1—3	1.67	10.3
4—5	1.46	10.3
6—8	3.21	2.4

Auch die vorhergehende Kost übt einen sehr beträchtlichen Einfluss auf die Eiweisszersetzung beim Hungern aus (wie die Fettzersetzung durch die vorhergehende Kost beeinflusst wird, darüber besitzen wir vorläufig keine näheren Angaben). Je reicher das Futter an Eiweiss war, um so grösser ist — bei demselben Tiere — auch die N-Abgabe während der ersten Hungertage. Sie nimmt aber schnell ab, und nach etwa fünf Tagen ist die N-Abgabe etwa gleich gross, wie auch das frühere Futter zusammengesetzt gewesen sein mag (vgl. Fig. 36).

Auch beim Menschen finden wir, dass beim Hungern die Eiweisszersetzung allmählich abnimmt. Jedoch begegnet uns bei allen hierher gehörigen Untersuchungen das eigentümliche Verhalten, dass die N-Abgabe im Harn vom ersten bis zum dritten oder vierten Hungertage zunimmt, um dann wieder abzunehmen. Die Ursache dieser Erscheinung scheint hauptsächlich darin zu liegen, dass das im Körper abgelagerte Glykogen am ersten Hungertage einen Teil des Eiweisses vor der Zerstörung schützt; es wird aber an diesem Hungertage grösstenteils zersetzt, so dass am zweiten und dritten Hungertage die schützende Wirkung wegfällt und mehr Eiweiss angegriffen wird (Prausnitz).

Ebenso wie die Eiweisszersetzung nimmt auch der Gesamtstoffwechsel von Tag zu Tag allmählich ab. Als Beispiel teile ich folgenden fünftägigen Hungerversuch am Menschen hier mit.

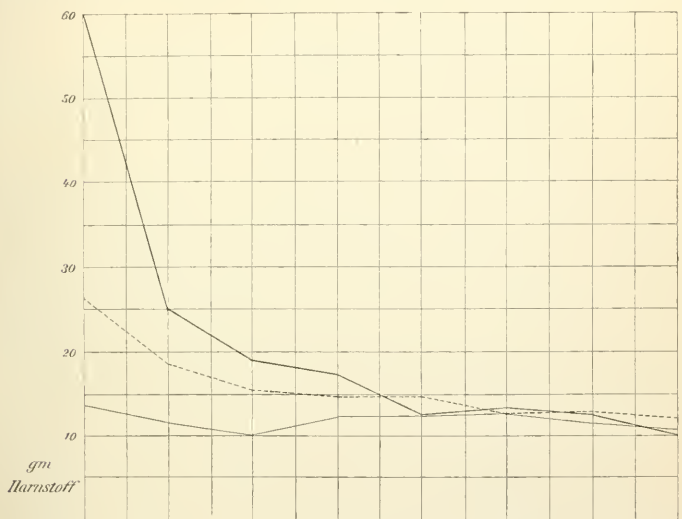
Hungertag	N-Abgabe; Gramm	Fettzersetzung; Gramm	WE	WE pro Körperkilo
1	12.16	204.8	2231	33.3
2	12.85	190.3	2112	32.1
3	13.62	179.9	2032	31.3
4	13.67	176.4	2003	31.3
5	11.44	180.0	1979	31.4

Wenn der Gesamtstoffwechsel pro Körperkilo berechnet wird, so finden wir, dass schon am dritten Hungertage der Stoffwechsel sein Minimum erreicht hat. Und es ist sogar möglich, dass dieses Minimum noch früher auftritt. Denn bei der Berechnung dieser Versuche habe ich angenommen, dass die Gesamtmenge des aus N-freien Substanzen herrührenden Kohlenstoffes aus dem Fett stamme. Nun enthält der Körper aber bei Beginn des Hungerns eine gewisse Menge Glykogen, dessen Verbrennungswärme, pro g C berechnet, geringer als die des Fettes ist. Während der ersten Hungertage geht dieses Glykogen zu Grunde und ein Teil des als Fett berechneten Kohlenstoffes stammt unzweifelhaft aus diesem Glykogen. Also sind unsere Zahlen für den Gesamtstoffwechsel während der beiden ersten Hungertage wenigstens etwas zu gross, und es ist daher möglich, dass sich der Körper schon am ersten oder zweiten Hungertage auf den Minimalverbrauch einstellt.

d. Der Substanzverlust der verschiedenen Organe beim Hungern.

Beim Hungern lebt der Körper auf Kosten seiner eigenen Substanz und seiner eigenen Organe. Von vornherein liegt es am nächsten anzunehmen, dass hierbei die Organe, in welchen die grösste Arbeit stattfindet, auch im grössten Umfange zerstört werden sollten. Dem aber ist nicht so, im Gegenteil scheinen gerade diese Organe die geringsten Verluste an Substanz zu erleiden, während die Substanzverluste bei denjenigen Organen am grössten sind, welche beim Hunger nur wenig oder gar nicht in Anspruch genommen werden.

Wenn dieses Ergebnis richtig ist — und ich gebe zu, dass die direkten Beobachtungen über den Gewichtsverlust der Organe beim Hunger noch sehr dürftig sind — so würde daraus folgen, dass beim Hunger die Organe ihre Arbeit nicht auf Kosten ihrer eigenen Substanz ausführen, sondern dass die Sache etwa folgendermassen liegt. Beim Hunger geben alle Organe des Körpers ihre Beiträge zum Unterhalt des Gesamtkörpers ab; die Organe aber, deren Thätigkeit für die Erhaltung des Lebens vor allem massgebend ist, benutzen diese Beiträge zu ihren Leistungen und arbeiten also auf Kosten der übrigen Organe; ihr Nahrungszustand leidet



Figur 36. Drei Versuche über die Harnstoffabgabe beim hungernden Hunde, nach Voit. Die Kost enthielt vor dem Hungern in ——— 2500 g Fleisch, in · · · 1500 g Fleisch, in ——— nur wenig Eiweiss.

weniger, und sie nehmen daher verhältnismässig wenig an Gewicht ab.

Diese Auffassung gewinnt durch gewisse Erfahrungen eine nicht zu unterschätzende Stütze. An der erwähnten Extrabesteuerung der Organe beim Hunger nehmen auch die Knochen teil. E. Voit fütterte Tauben mit kalkarmem, aber sonst genügendem Futter; sie befanden sich sehr gut dabei und wurden nach einiger Zeit getötet. Bei der Sektion stellte es sich heraus, dass diejenigen Knochen, welche bei den Bewegungen der Tiere benutzt wurden, normal waren, während dagegen andere Knochen, wie z. B. das Brustbein und der Schädel, spröde und zum Teil sogar durchlöchert waren. Da die Kost die zum Unterhalt der Knochen nötige Kalkmenge nicht enthielt, wurde Kalk von den „ruhenden" Knochen an die thätigen Knochen abgegeben.

Ein vielleicht noch interessanteres Beispiel liefern uns Miescher's Untersuchungen am Rheinlachs. Dieser kommt in dem besten Nahrungszustand aus dem Meere, lebt dann

aber 6—9 Monate lang in süssem Wasser, ohne irgend welche Nahrung zu geniessen. Während dieser Zeit magert er natürlich ungeheuer ab, seine Muskelmasse verschwindet in hohem Grade — aber die Generationsorgane werden um so stärker entwickelt.

Früher oder später kommt aber der Zeitpunkt, wo das durch die Extrabesteuerung der Organe erhaltene Nahrungsmaterial nicht mehr genügt, um die Thätigkeit der für das Leben wichtigsten Organe und die notwendige Wärmebildung im Körper zu unterhalten. Wenn die Tiere in Watte gebettet werden und ihr Wärmeverlust solcher Weise herabgesetzt wird, können sie noch eine kurze Zeit am Leben erhalten werden; es dauert aber nunmehr nicht lange, bis das zur Unterhaltung der Atmung und der Herzthätigkeit notwendige Material fehlt, das Tier stirbt.

§ 4. Der Stoffwechsel bei Zufuhr von Nahrung.

Bei Zufuhr von Nahrung stellt sich in erster Linie die eigentümliche Stellung des Eiweisses im Vergleich zu den anderen organischen Nahrungsstoffen als sehr bemerkungsvoll dar.

Wenn wir einem Tiere nicht zu wenig Eiweiss geben, ihm aber Kohlehydrate und Fett ganz entziehen, so zeigt es sich, dass der Körper unter geeigneten Umständen von sich selbst nichts verliert, sondern in stofflichem Gleichgewicht bleibt, indem Ausgaben und Einnahmen sich vollständig decken. Wenn aber das Tier kein Eiweiss, sondern nur Kohlehydrate und Fett in reichlichster Menge bekommt, so tritt ein Gleichgewichtszustand nie ein, der Körper scheidet fortwährend N-haltige Zersetzungsprodukte aus, das Eiweiss geht bei ihm fortwährend zu Grunde, und es stirbt endlich an Eiweisshunger nach einer Zeit, die nicht viel länger ist als die, innerhalb welcher der Tod bei vollständiger Karenz eintrifft.

a. Die Eiweisszersetzung bei Zufuhr verschiedener Eiweissmengen.

Diese Ausnahmestellung des Eiweisses veranlasst uns, die Bedingungen der Eiweisszersetzung im Körper in erster Linie zu besprechen. Wir beginnen mit der Untersuchung, wie die dem Körper zugeführte Eiweissmenge auf die Eiweisszersetzung einwirkt.

Die folgende Zusammenstellung einer Versuchsreihe von Bischoff und Voit möge zur Orientierung dienen. Das Tier bekam nur Fleisch, das von Fett, Knochen, Knorpeln u. s. w. sorgfältig befreit war. Der N-Gehalt des Fleisches wird zu 3.4 Proc. geschätzt (entsprechend 21 Proc. Eiweiss im Fleisch).

Nr.	Fleischaufnahme pro Tag; Gramm	Fleischzersetzung pro Tag; Gramm	Nr.	Fleischaufnahme pro Tag; Gramm	Fleischzersetzung pro Tag; Gramm
1.	1800	1689	6.	300	453
2.	1500	1510	7.	176	368
3.	1200	1234	8.	0	227
4.	900	944	9.	1800	1717
5.	600	682	10.	2500	2393

Aus dieser und anderen ähnlichen Versuchsreihen geht unbedingt hervor, dass bei vermehrter Zufuhr von Fleisch (Eiweiss) auch der Zerfall des Fleisches im Körper zunimmt, und zwar wird die ganze, oder bei sehr grossen Fleischmengen, fast die ganze zugeführte Fettquantität im Körper zersetzt; nur bei sehr grossen Fleischmengen bleibt ein Teil des Fleisches im Körper zurück (vgl. Nr. 1, 9, 10).

In wesentlich derselben Weise verhält sich der Eiweissumsatz auch in dem Falle, wenn das Futter nebst Fleisch auch N-freie organische Nahrungsstoffe enthält, wie dies z. B. aus den folgenden Reihen hervorgeht:

No.	Futter: Fleisch; g	Futter: Fett; g	Fleisch-Zersetzung; g
1	150	250	233
2	250	250	270
3	450	250	344
4	500	250	444
5	750	250	660
6	1000	250	875
7	1250	250	1152
8	1500	250	1381

No.	Futter: Fleisch; g	Futter: Stärke; g	Fleisch-Zersetzung; g
1	700	150	773
2	600	150	678
3	430	200	552
4	260	250—350	395
5	150	350—430	316
6	0	450	167

Wie der Körper sehr verschiedene Quantitäten Fleisch zersetzen kann, so kann er sich auch mit sehr verschiedenen Quantitäten Fleisch in N-Gleichgewicht (vgl. oben S. 75) setzen.

Über die Art und Weise, wie das N-Gleichgewicht erreicht wird, geben uns die folgenden Versuche von Voit Aufschluss.

Fall I.

Tag	Fleischaufnahme pro Tag; g	Fleischzersetzung pro Tag; g
1	500	547
2	1500	1222
3	1500	1310
4	1500	1390
5	1500	1440
6	1500	1440
7	1500	1450
8	1500	1500

Fall II.

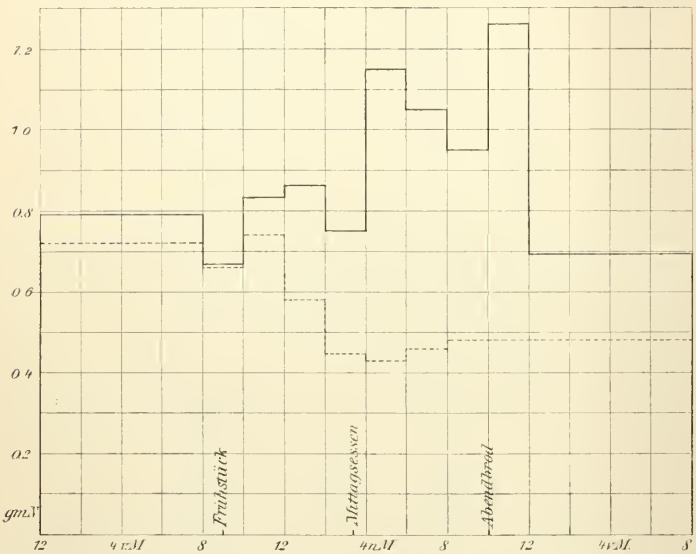
Tag	Fleischaufnahme pro Tag; g	Fleischzersetzung pro Tag; g
1	1500	1500
2	1000	1153
3	1000	1086
4	1000	1088
5	1000	1080
6	1000	1027

Beide Versuche sind an demselben Tiere ausgeführt worden. Beim Versuch I hatte das Tier vorher eine Zeit lang 500 g Fleisch pro die bekommen; es war mit dieser Fleischmenge nicht im N-Gleichgewicht, denn es setzte noch am letzten Tage dieser Fütterung 47 g Fleisch von seinem eigenen Körper zu. Jetzt wird die Fleichzufuhr auf 1500 g gesteigert; der Fleischumsatz steigt sogleich an, erst am siebenten Tage ist das N-Gleichgewicht eingetreten, und während dieser Zeit ist eine 778 g Fleisch entsprechende N-Menge im Körper zurückgeblieben.

Was ist aus dieser N-Menge geworden? Sie könnte sich als totes Eiweiss oder als lebendiges Protoplasma, oder auch in Form von Zersetzungsprodukten im Körper vorfinden. Dass die letztere Möglichkeit in der Wirklichkeit nicht realisiert ist, geht aus verschiedenen Versuchen von Voit mit grosser Wahrscheinlichkeit hervor. Die Frage, ob der Stickstoff als Eiweiss oder als Protoplasma im Körper aufgespeichert worden ist, werden wir später etwas näher erörtern.

Der Fall II (S. 89) stellt das Spiegelbild des ersten Falles dar. Hier hat das Tier vorher 1500 g Fleisch bekommen, ist dabei in N-Gleichgewicht gewesen. Jetzt wird die Fleischzufuhr auf 1000 g herabgesetzt. Schon am ersten Tage ist die Fleischzersetzung geringer als vorher und während der folgenden Tage sinkt sie immer mehr herab, so dass das Tier am fünften Tage dem N-Gleichgewicht sehr nahe ist. Während dieser Tage hat das Tier 434 g Fleisch (= 14,8 g N) von seinem Körper abgegeben.

Diese Erscheinung ist deutlich derselben Art wie die, welcher wir beim Studium der N-Abgabe während der ersten Hungertage begegneten (vgl. S. 86). Verschiedene Umstände sprechen nun dafür, dass die betreffende N-Abgabe vom Körper selbst nicht aus N-haltigen, im Körper von früheren Tagen zurückgebliebenen Zersetzungsprodukten stammt, sondern dass dieselbe davon bedingt ist, dass beim Übergang von einem N-reichen



Figur 37. Die N-Abgabe im Harn während Perioden von zwei Stunden. ——— gewöhnliche Kost; Hungern. Nach Tengwall.

zu einem N-armen Futter eine gewisse Menge des im Körper aufgespeicherten Eiweisses zu Grunde geht, bis sich der Körper der geringeren Eiweisszufuhr angepasst hat.

Ganz in derselben Weise als bei alleiniger Fleischkost stellt sich der Körper auch in dem Fall, wenn das Futter auch N-freie Nahrungsstoffe enthält, in N-Gleichgewicht.

Bei jedem Tiere findet sich eine obere und eine untere Grenze derjenigen Eiweisszufuhr, bei welcher das N-Gleichgewicht noch möglich ist. Die obere scheint von dem Resorptionsvermögen des Verdauungsrohres abhängig zu sein: so viel Eiweiss vom Darm dem Blute zugeführt wird, so viel wird auch nach gewisser Zeit im Körper zersetzt. Die untere Grenze des N-Gleichgewichts werden wir etwas später erörtern.

Die Thatsache, dass die Eiweisszersetzung vor allem von der Eiweisszufuhr abhängig ist, wird in sehr interessanter Weise durch Untersuchungen über die N-Abgabe während der verschiedenen Stunden des Tages bestätigt. Die stündliche N-Abgabe erweist sich nämlich in einem sehr hohen Grade von der N-Resorption aus dem Darm abhängig. Als Beispiel mögen die Kurven (Fig. 37) dienen. Diese stellen die N-Abgabe im Harn während Perioden von zwei Stunden dar (für die Zeit zwischen zwölf Uhr abends bis acht Uhr vormittags wurde der Harn nur in einer Portion gesammelt, die Kurven geben also für diese Zeit die mittlere N-Abgabe pro zwei Stunden an). Die unterbrochene Linie bezieht sich auf die N-Abgabe beim Hungern. Wir sehen wie die Kurve mit einigen ganz unbedeutenden Schwankungen vom Maximum am Anfang der Beobachtungsdauer auf ein Minimum am Ende derselben herabsinkt. Die ausgezogene Linie stellt die N-Abgabe bei gewöhnlicher Kost dar. In dieser Kurve ist der Einfluss der Mahlzeiten auf die N-Abgabe sehr deutlich ausgeprägt.

b. Der Gesamtstoffwechsel bei Zufuhr von Eiweiss.

Bis jetzt haben wir uns auf den Umsatz des Eiweisses beschränkt, ohne zu untersuchen, wie sich die N-freien organischen Nahrungsstoffe dabei verhalten. Um die hier erörterten Erscheinungen richtig beurteilen zu können, müssen wir aber auch diese, d. h. den Gesamtstoffwechsel, berücksichtigen.

Als Grundlage unserer Betrachtungen besitzen wir die berühmten Bilanzversuche von Pettenkofer und Voit, welche in der folgenden Tabelle mitgeteilt sind.

Diese Autoren berechneten ihre Versuchsergebnisse unter der Annahme, dass das Verhältnis N : C im Fleisch gleich 1 : 3.684 sei. Dies ist jedoch nicht richtig, denn, wie besonders Pflüger bemerkt hat, ist die betreffende Relation 1 : 3.28. Diese Differenz macht, besonders bei grossen Fleischmengen, einen nicht unerheblichen Unterschied der Resultate. So entspricht einer N-Abgabe von 85.4 g N (Futter: 2500 g Fleisch) nach der ersten Relation 314.6, nach der zweiten 280.1 g Kohlenstoff im Eiweiss. Wenn die Versuchsergebnisse nach jener berechnet werden, wird eine zu grosse C-Menge auf das Eiweiss kommen und die Menge des aus N-freien Substanzen entstammenden Kohlenstoffes zu gering werden. Hier und im folgenden teile ich die Ergebnisse von Pettenkofer und Voit nach der Relation N : C = 1 : 3.28 umgerechnet mit.

Nr.	N im Futter; g	N-Abgabe; g	Fett am Körper; g	WE
1.	0	5.61	— 98	1067
2.	17	20.37	— 61	1106
3.	34	36.69	— 43	1360
4.	51	51.00	— 24	1552
5.	61	59.74	— 36	1893
6.	68	69.50	+ 8	1741
7.	85	85.41	+ 4	2181

Unter dem Einfluss des in vermehrter Menge zugeführten Fleisches nimmt die Eiweisszersetzung stetig zu, während die Fettzersetzung ebenso stetig abnimmt, so dass bei Zufuhr von 68 bezw. 85 g N sogar eine geringe Fettablagerung eintritt.

Die Berechnung des Gesamtstoffwechsels in WE ergiebt, dass nicht allein die Eiweisszersetzung, sondern auch der Gesamtstoffwechsel durch vermehrte Fleischzufuhr in die Höhe getrieben wird, obwohl in einem weit geringeren Grade als die Eiweiss-

zersetzung. Bei 85 g N (2500 g Fleisch) im Futter ist der Gesamtstoffwechsel etwa doppelt so gross als beim Hunger oder bei 17 g N (500 g Fleisch), während die Eiweisszersetzung dabei 15 mal grösser als beim Hunger und etwa 4mal grösser als bei 17 g N im Futter ist.

Bei seinen Versuchen über den Eiweissumsatz im Körper glaubte Voit gefunden zu haben, dass die geringste Menge Eiweiss, mit welcher sich der Körper in N-Gleichgewicht stellen kann, auch bei reichlichstem Zusatz von Fett oder Kohlehydraten immer höher ist als die beim Hunger nach Ablauf der ersten Hungertage zu Grunde gehende Eiweissmenge.

Durch fortgesetzte Untersuchungen hat es sich aber gezeigt, dass dieser Satz nicht richtig ist. Man kann in der That ein Tier oder einen Menschen mit einer geringeren Eiweissmenge als der dem typischen Hungerminimum entsprechenden im N-Gleichgewicht erhalten, vorausgesetzt, dass die Nahrung an N-freien Nahrungsstoffen reich genug ist. Bei solchen geringen Eiweissmengen genügt es aber nicht, die N-freien Substanzen in derselben Proportion (dem Wärmewerte nach) zu vermehren, als die Eiweisszufuhr vermindert wird, sondern die Zugabe von jenen muss in stärkerer Proportion gesteigert werden. Während ein erwachsener ruhender Mensch bei etwa 100 g Eiweiss pro Tag im N-Gleichgewicht mit einer Gesamtnahrungszufuhr von 32—35 WE pro Körperkilo bleibt, so trat bei 43.5 g Eiweiss N-Gleichgewicht erst dann ein, wenn die Gesamtzufuhr 47.5 WE pro Körperkilo enthielt, und bei 33 g Eiweiss erst bei einer Gesamtzufuhr von 78.5 WE pro Körperkilo (Hirschfeld, Kumagawa, Klemperer).

Entsprechende Versuche an Tieren haben ausserdem ergeben, dass die eiweissarme aber sonst genügende Nahrung nach einer Reihe von Wochen zur Beeinträchtigung der Verdauung und zu verschiedenen anderen schweren Störungen führt; wird mit dieser Kost noch weiter fortgesetzt, so stirbt das Tier (J. Munk, Rosenheim).

c. Der Stoffwechsel bei Zufuhr von Fett.

Wenn einem Tiere so viel Fett gegeben wird, als es beim Hunger von seinem eigenen Körper zusetzt, so wird diese Fettabgabe durch das Nahrungsfett vollständig ersetzt, wie dies aus den folgenden Beobachtungen am Hunde hervorgeht (Voit).

A.

Nr.	Futter; g	Zersetzt Eiweiss; g	Zersetzt Fett; g	Fett im Durchschnitt pro Tag; g
1.	0	175	111	98
2.	0	154	85	
3.	100 Fett	159	93	97
4.	100 „	131	100	

Ist die Fettzufuhr beträchtlich grösser als die Fettzersetzung beim Hunger, so nimmt die Fettzersetzung zu.

B.

Nr.	Futter; g	Zersetzt Eiweiss; g	Zersetzt Fett; g	Fett im Durchschnitt pro Tag; g
1.	0	341	96	103
2.	0	167	108	
3.	0	138	103	
4.	350 Fett	227	167	

Zu gleicher Zeit wird auch der Gesamtstoffwechsel grösser; in Nr. 1 beträgt er nämlich 1209 WE, in Nr. 4 1780 WE. Die Zunahme ist 47 Procent.

d. Der Stoffwechsel bei Zufuhr von Fleisch und Fett.

Die folgende Tabelle enthält eine Zusammenstellung der hierhergehörigen Versuche von Pettenkofer und Voit, unter Anwendung der Korrekturen von Pflüger.

Nr.	Nahrung		Zersetzt		Gesamtstoff-
	Fleisch; g	Fett; g	Fleisch; g	Fett; g	wechsel; WE
1.	500	0	599	61	1106
2.	500	100	491	75	1144
3.	500	200	517	116	1555
4.	1500	0	1500	24	1552
5.	1500	30	1457	27	1542
6.	1500	60	1501	51	1807
7.	1500	100	1402	35	1569
8.	1500	100	1451	18	1451
9.	1500	150	1455	40	1663

Wir haben hier zwei, an demselben Tiere ausgeführte Versuchsreihen, die eine mit 500, die andere mit 1500 g Fleisch und in beiden variierende Fettmengen. Bei der ersten Reihe nimmt die Fettzersetzung mit der zugeführten Fettmenge zu. Es scheint also, dass bei einer Fleischzufuhr, bei welcher sich der Körper noch nicht in vollständigem stofflichem Gleichgewicht befindet, die Fettzersetzung und der Gesamtstoffwechsel bei Zugabe von grösseren Fettmengen in der That zunehmen.

Die Reihe mit 1500 g Fleisch verhält sich wesentlich anders. Diese 1500 g Fleisch genügten allein für sich, den Körper ungefähr im stofflichen Gleichgewicht zu erhalten. Wenn nun dazu eine Fettmenge von 30—150 g zugegeben wurde, so trat entweder keine oder eine in der Regel nur ganz unbedeutende Steigerung der Fettzersetzung und des Gesamtstoffwechsels ein.

Der Stoffwechsel wird also von der Fettzufuhr lange nicht in demselben Umfang als von der Zufuhr von Eiweiss beeinflusst.

e. Der Stoffwechsel bei Zufuhr von Kohlehydraten.

Unter Anwendung der Pflüger'schen Korrekturen ergeben die hierhergehörigen Versuche von Pettenkofer und Voit folgendes:

No.	Nahrung			Zersetzt			Gesamt-
	Fleisch; g	Fett; g	Kohlehydrate; g	Fleisch; g	Fett[1]; g	Kohlehydrate; g	stoffwechsel[2]; WE
1	0	—	—	215	103	—	1164
2	0	16.9	379	211	—56.3	379	1208

[1]) Ein — Zeichen bedeutet, dass Fett im Körper angesetzt worden ist.

[2]) 1 g Fleisch = 0.8833 WE, 1 g Fett 9.46 WE, 1 g Kohlehydrat 4.1 WE.

No.	Nahrung			Zersetzt			Gesamt-
	Fleisch; g	Fett; g	Kohlehydrate; g	Fleisch; g	Fett; g	Kohlehydrate; g	stoffwechsel; WE
3	500	—	—	599	61	—	1106
4	500	10.2	167	568	—19.9	167	998
5	500	4.6	182	537	—10.9	182	1117
6	500	10.3	167	530	—14.0	167	1020
7	1500	—	—	1500	24.0	—	1552
8	1500	17.5	172	1475	—38.1	172	1649
9	1800	—	—	1757	36	—	1893
10	1800	26.5	379	1469	—112.9	379	1782

Aus den Versuchen 1 und 2 geht hervor, dass der Gesamtstoffwechsel bei alleiniger Zufuhr von Kohlehydraten (und ein klein wenig Fett) nicht grösser ist als beim Hunger, dass also die Kohlehydrate die beim Hunger zu Grunde gehende Fettmenge vollständig ersetzen können.

Aus der Reihe mit 500 g Fleisch stellt sich gar kein Einfluss der Kohlehydrate auf den Gesamtstoffwechsel dar. Bei 1500 g Fleisch begegnen wir bei Zusatz von 172 g Kohlehydraten nur einer unbedeutenden Steigerung (weniger als 10 Proc.), bei 1800 g von 379 g Kohlehydraten gar keiner.

Aus diesen Versuchen scheint also hervorzugehen, dass die Kohlehydrate den Gesamtstoffwechsel überhaupt nicht in die Höhe treiben können. Da wir aber gesehen haben, dass das Fett unter Umständen den Gesamtstoffwechsel steigert, und da wir ferner sehen werden, dass Fett im Tierkörper auf Kosten der Kohlehydrate entstehen kann, so liegt die Annahme nahe, dass in der That auch die Kohlehydrate unter günstigen Umständen den Gesamtstoffwechsel steigern können, und dass das hier gefundene Resultat nur davon abhängt, dass die Versuche nicht genügend variiert worden sind.

Wir besitzen in der That andere Beobachtungen, welche darauf hindeuten, dass sowohl das Fett als die Kohlehydrate den Stoffwechsel steigern. Die betreffenden Versuche sind in der Weise von Magnus-Levy ausgeführt, dass er an Tieren und Menschen beim Hungern und nach Zufuhr einer verschiedenartig zusammengesetzten Nahrung den respiratorischen Gaswechsel im Laufe des Tages von Zeit zu Zeit bestimmte. Die Probenahme dauerte jedesmal 25 — 35 Minuten.

Bevor ich seine wichtigsten Resultate zusammenstelle, muss ich kurz erörtern, welche Schlüsse in Bezug auf den Gesamtstoffwechsel aus dem respiratorischen Gaswechsel gezogen werden können. Die verschiedenen Nahrungsstoffe brauchen bei ihrer Verbrennung eine verschieden grosse Menge Sauerstoff und scheiden eine verschieden grosse Menge Kohlensäure aus. Die folgende Tabelle enthält die Wärmewerte des absorbierten Sauerstoffes und des als CO_2 abgegebenen Kohlenstoffs, je nachdem Rohrzucker, Muskelfleisch oder Fett im Körper verbrannt worden sind.

	WE pro 1 g in der Atemluft erschienenen Kohlenstoff	Relative Zahlen	WE pro 1 g verbrauchtem Sauerstoff	Relative Zahlen
Rohrzucker	9.5	100	3.56	118.6
Muskelfleisch	10.2	107	3.00	100.0
Fett	12.3	129	3.27	109.0

Diese Zahlen weichen für den Sauerstoff weit weniger als für den Kohlenstoff auseinander. Grund dessen lässt das Verhalten des O-Verbrauches viel eher einen Schluss auf die Wärmeproduktion zu, als die CO_2-Abgabe. Wenn man daher den O-Verbrauch

kennt, so erhält man Werte für die Grösse der im Körper stattfindenden Verbrennung, die von der Wirklichkeit nicht allzuviel abweichen können.

Durch einen Vergleich des O-Verbrauches beim Hunger und bei Zufuhr von verschiedenen Nahrungsstoffen hat Magnus-Levy gefunden, dass unter der Einwirkung einer grösseren Fettmenge die Zersetzung von Fett zunimmt; durchschnittlich übersteigt aber diese Zunahme innerhalb 18 Stunden nicht 10 Proc. und ist jedenfalls innerhalb 24 Stunden noch geringer. — Bei Aufnahme von Kohlehydraten in grossen Mengen nimmt der O-Verbrauch während der ersten 12 Stunden um 20—38 Proc. zu; nach diesen Versuchen steigern also auch die Kohlehydrate in nicht unerheblichem Grade den Gesamtstoffwechsel. Indessen ist diese Steigerung bedeutend geringer als diejenige, welche vom Eiweiss hervorgerufen wird, denn nach Zufuhr von einer Quantität Fleisch mit 59.3 g N ist der Stoffwechsel während der ersten 12 Stunden 47 Proc. grösser als beim Hunger.

f. Der Stoffwechsel bei Zufuhr von Pepton, Leim, Fettsäuren, Cellulose, u. s. w.

Nachdem wir den Stoffwechsel bei Zufuhr der drei verschiedenen Arten von Nahrungsstoffen kennen gelernt haben, wollen wir den Nahrungswert einiger ihnen nahe stehender Substanzen untersuchen, welche teils bei der Verdauung gebildet werden, teils ziemlich allgemein in unseren gewöhnlichen Nahrungsmitteln vorkommen. Zu jenen gehören Pepton, Fettsäuren und Glycerin, zu diesen Leim, Asparagin und Cellulose.

Bei der Verdauung des Eiweisses wird nicht etwa bloss ein einziges Produkt gebildet, sondern mehrere von verschiedener Art (vgl. Kap. VII), und es ist daher von Interesse zu untersuchen, inwiefern irgend welche Verschiedenheit in Bezug auf ihre Bedeutung für die Nahrung des Körpers zwischen ihnen stattfindet.

Wenn man nebst einer stets gleichen Menge Fett und Kohlehydrate einem Tiere entweder Fleisch oder Pepton oder Albumosen giebt und zwar in solchen Quantitäten, dass das Tier in allen Fällen dieselbe Menge Stickstoff täglich erhält, so zeigen sich in Bezug auf die N-Abgabe und den N-Ansatz gar keine Differenzen. Das Pepton und die Albumosen besitzen also denselben Nahrungswert als das Eiweiss und der N-Ansatz, der dabei unter geeigneten Umständen vorkommt, ist etwa gleich gross als bei einer entsprechend grossen Fleischzufuhr (Pollitzer).

Bei der Verdauung wird das Fett, zum grossen Teil wenigstens, in freie Fettsäuren und Glycerin zersetzt. Erstere haben, wenn sie als solche einem Tiere gegeben werden, auf den Stoffwechsel ganz dieselbe Wirkung wie die entsprechende Fettmenge. J. Munk brachte mit 800 g Fleisch und 70 g Fett einen Hund in N-Gleichgewicht; dann gab er ihm statt des Fettes die aus 70 g Fett freigemachten Fettsäuren; das Tier blieb fortwährend im N-Gleichgewicht. Die Fettsäuren besitzen also dasselbe eiweisssparende Vermögen als die entsprechende Fettmenge.

Da das Glycerin nur 9% des Fettes beträgt und seine Verbrennungswärme nur etwa die Hälfte von der des Fettes ist, dürfte es leicht einzusehen sein, dass es für den Körper keinen merkbaren Unterschied ausmacht, wenn er die Fettsäuren in freiem Zustande oder als Fett bekommt.

Auf der anderen Seite hat man auch den Nahrungswert des Glycerins untersucht. Bei grösseren Gaben (44—70 g) werden bis 30% des Glycerins im Harne unzersetzt abgegeben; der Rest verbrennt im Körper. Nun könnte es ja der Fall sein, dass diese Oxydation des Glycerins gar keine ersparende Wirkung ausübte und dass also das Glycerin ganz unnütz verbrennte. Wenn dies der Fall wäre, so müsste die CO_2-Abgabe unter dem Einfluss des Glycerins um gerade so viel gesteigert werden, als das Glycerin bei seiner

Verbrennung Kohlensäure bildet. Dies ist jedoch nicht der Fall. Nach Zufuhr von reinem Glycerin steigt allerdings die CO_2-Abgabe an, diese Steigerung ist aber nicht so gross, wie sie hätte sein sollen, wenn das Glycerin ganz, ohne das Fett zu ersparen, zersetzt wäre. Übrigens spielt das Glycerin bei dem Stoffwechsel nur eine ganz unbedeutende Rolle; es wird nie als solches verzehrt, und die Glycerinquantität, die im Fett genossen wird, beträgt pro Tag nur wenige Gramme (Arnschink).

In wenigen Fragen haben die Ansichten in einem derartigen Grade gewechselt, als in Bezug auf den Nährwert des Leimes. Während man einige Zeit annahm, dass der Leim der wichtigste Nahrungsstoff des Fleisches wäre, weil allein der Leim in Lösung gebracht werden könnte, ging man bald zu dem entgegengesetzten Extreme über und stellte sich vor, dass der Leim gar keinen Nährwert hätte. Die fortgesetzte Forschung aber hat gezeigt, dass die beiden Ansichten gleich übertrieben sind.

Voit, Oerum und andere haben nämlich gefunden, dass der Leim in einem nicht unbeträchtlichen Grade das Eiweiss erspart und dass er in dieser Hinsicht viel kräftiger wirkt als eine gleich grosse Menge Fett oder Kohlehydrate. Allerdings ist der Leim nicht imstande, das Eiweiss vollständig zu ersetzen; bei Zufuhr von Leim kann aber, wenigstens einige Tage, die Eiweisszufuhr in einem sehr hohen Grade herabgedrückt werden, ohne dass das N-Gleichgewicht aufgehoben wird. J. Munk hat bei einer viertägigen Versuchsreihe am Hunde in einer gemischten Kost, die fast 0,6 g Eiweissstickstoff pro Körperkilo bot, volle $^5/_6$ durch Leim ersetzen können, ohne dass sich eine wesentliche Änderung des N-Umsatzes herausstellte.

Wie Eiweiss werden auch Fett und Kohlehydrate durch Leim erspart. Bei Zufuhr von 200 g Leim verlor das Versuchstier nur 15 g Eiweiss und 33 g Fett von seinem Körper, während dasselbe am zehnten Hungertage 37 g Eiweiss und 83 g Fett zerstörte.

Von vornherein verhalten sich sehr wahrscheinlich die leimgebenden Substanzen in derselben Weise als der Leim, was auch durch direkte Versuche von Etzinger und Voit bestätigt wird.

Übrigens spielen der Leim und die leimgebenden Substanzen bei der normalen Ernährung nur eine ganz untergeordnete Rolle: in den gewöhnlichen Nahrungsmitteln kommen sie nur in einer verhältnismässig geringen Menge vor, und in diesen Mengen haben sie für den Körper ganz dieselbe Bedeutung wie eine entsprechende Quantität Eiweiss. Wenn Leim in grösserer Menge einem Tiere verabreicht wird, so weigert sich das Tier bald zu fressen; es muss zwangsweise gefüttert werden, und es treten dann schwere Störungen in der Verdauungsthätigkeit auf.

In den pflanzlichen Nahrungsmitteln kommt der Stiekstoff in mehreren nicht eiweissartigen Verbindungen vor. Diese scheinen im allgemeinen keinen eigentlichen Nahrungswert zu haben; nur dem Asparagin (Amidobernsteinsäureamid) hat man einen solchen zuschreiben wollen. Die Sache ist von praktischem Gesichtspunkte aus nicht ganz ohne Interesse, denn das Asparagin kommt in ziemlich beträchtlichen relativen Mengen bei den Leguminosen, bei Hafer und noch reichlicher bei den Kartoffeln vor.

Nach Beobachtungen an pflanzenfressenden Tieren scheint es, als ob das Asparagin eine gewisse Bedeutung als Eiweissersparer haben sollte. Bei den Fleischfressern spielt es aber keine Rolle, wie die Versuche von J. Munk ergeben. Über den Wert des Asparagins bei der Nahrung des Menschen liegen keine Untersuchungen vor.

Eine andere, durch ihre grosse Verbreitung in den pflanzlichen Nahrungsstoffen wichtige Substanz ist die Cellulose. Darunter verstehen wir hier den in Wasser, verdünnten Säuren und Alkalien, sowie in Alkohol und Äther unlöslichen Rest des Pflanzenkörpers. Derselbe besteht grösstenteils aus der eigentlichen Cellulose, in welcher noch andere Substanzen, wie Lignin- und Kutinstoffe eingelagert sind. Die Cellulose bildet das feste Gerippe des Pflanzenkörpers und kommt sogar in der Membran der jungen Pflanzenzellen vor.

Im Darme der Pflanzenfresser wird die Cellulose ohne Zweifel gelöst. Dies geschieht aber nicht durch die Einwirkung irgend welcher Verdauungssäfte, sondern stellt einen durch Bakterien hervorgerufenen Gärungsprozess dar, dessen Endprodukte Kohlensäure, Sumpfgas, Buttersäure und Essigsäure sind (Tappeiner).

Was den Menschen betrifft, so kann es als entschieden angesehen werden, dass die Cellulose zu einem gewissen Teil in dessen Darm gelöst wird. In welchem Umfang dies stattfindet, ist vor allem von der Beschaffenheit der Cellulose abhängig. Von der Cellulose in gelben Rüben, Selleri, Wirsing, Lactuca werden 25 bis 63 Proc. im Darme zersetzt. Das Kochen scheint die Lösung der Cellulose zu befördern. Auch die in kleiehaltigem Brot enthaltene Cellulose wird in nicht unbeträchtlicher Menge gelöst (Hultgren und Landergren).

Endlich müssen wir noch von dem Nahrungswerte des Alkohols sprechen. Dass der Alkohol zum grössten Teil im Körper verbrennt, ist ganz sicher. Von dem im Magen aufgenommenen Alkohol werden etwa 10 Proc. unzersetzt vom Körper abgegeben, das übrige verbrennt zu Kohlensäure und Wasser.

Ob aber dabei die Körpersubstanz erspart wird, ist sehr schwer zu entscheiden, denn der Alkohol übt ja schon in verhältnismässig kleinen Mengen eine entschieden giftige Wirkung aus, und wir müssen daher nur solche Alkoholmengen in Betracht ziehen, bei welchen jede derartige Wirkung ausgeschlossen ist.

Wenn nun der Alkohol im Körper zersetzt wird, ohne andere Substanzen vor Zerfall zu schützen, so sollte natürlich die CO_2-Abgabe der zersetzten Alkoholmenge entsprechend steigen. Dies ist aber nicht der Fall. Wenigstens zeigen die Versuche von Zuntz und Berdez und von Geppert, dass nach Aufnahme einer nicht toxischen Dosis von Alkohol keine nennenswerte Steigerung des Sauerstoffverbrauches und nur eine unbedeutende oder auch gar keine Steigerung der Kohlensäureabgabe eintritt.

Bei der normalen Ernährung des Menschen kann indessen der Alkohol nur eine ganz unbedeutende Rolle spielen. Diejenige Quantität Alkohol, die ein an alkoholische Getränke nicht gewöhnter Mensch geniessen kann, ohne dass Vergiftungssymptome auftreten, ist nämlich eine sehr geringe und beträgt nur etwa 16—25 g, was bei einer Verbrennungswärme von 7 WE pro g, 112—175 WE, d. h. bei einem täglichen Bedarf von 2500 WE, 4.5—7 Proc. des Stoffwechsels beträgt. Nur in seltenen Ausnahmefällen kann der Alkohol als Nahrungsstoff eine praktische Bedeutung haben, und zwar vor allem bei akuten, von herabgesetztem Verdauungsvermögen begleiteten Krankheiten; bei diesen scheint er, unabhängig von seiner Einwirkung auf das Nervensystem, gerade als Nahrungsstoff von grossem Nutzen sein zu können.

§ 5. Die anorganischen Nahrungsstoffe.

Wenn man ein Tier mit genügenden Mengen von Eiweiss, Fett und Kohlehydraten füttert, soviel möglich aber alle mineralische Bestandteile aus dem Futter entfernt, so treten im Wohlbefinden des Tieres sehr auffällige Störungen ein. Das Tier will dieses salzarme Futter nicht verzehren, sondern es muss demselben mit Gewalt beigebracht werden. Und trotzdem das Tier in dieser Weise organische Nahrungsstoffe in genügender Menge bekommt, und trotzdem dass diese, eine Zeit lang wenigstens, im Verdauungsapparate wie das normale, salzhaltige Futter verdaut und resorbiert werden, so wird das Tier doch Tag für Tag immer elender und schwächer; schon nach zwei Wochen bietet es die Symptome einer allgemeinen Ermattung dar, sein Gang ist schwer und schwankend, seine Muskeln zittern, seine Laune ist äusserst reizbar.

Wird der Versuch noch weiter fortgesetzt, so treten Krämpfe und endlich der Tod ein.

Geht man, bevor dieses eingetroffen hat, zum gewöhnlichen Futter über, so zeigt das Tier anfangs gar keine Fresslust; dieselbe nimmt erst allmählich zu und steigert sich endlich zu einem wirklichen Heisshunger. Die Schwäche und das Zittern der Muskeln, der schwankende Gang gehen aber nur langsam vorüber, und noch nach mehr als einem Monat sind Spuren davon zu bemerken.

Es ist also vollkommen sicher, dass die mineralischen Bestandteile der Nahrung zur Erhaltung des Körpers ebenso wichtig als die organischen Nahrungsstoffe sind, ja, aus den Versuchen von Forster scheint sogar hervorzugehen, dass der Körper eine vollständige Karenz leichter als „Salzhunger" verträgt.

Um die Ursache dieser grossen Bedeutung der mineralischen Nahrungsstoffe ausfindig zu machen, ist es notwendig zu untersuchen, in welcher Weise der Salzhunger auf die Absonderungen und Ausscheidungen des Körpers einwirkt. Wir sahen soeben, dass die Verdauung während einer verhältnismässig langen Zeit normal stattfindet; wird aber der Versuch länger ($3^1/_2$—$4^1/_2$ Wochen) fortgesetzt, so zeigen sich wesentliche Verdauungsstörungen. Das Tier erbricht das genossene Futter; sogar wenn es stundenlang im Magen gewesen ist, kann bei demselben kaum eine Digestion nachgewiesen werden. Dennoch enthalten die erbrochenen Massen stets ziemlich viel Chlor.

Durch die Untersuchungen von Forster haben wir nähere Kenntnisse über die Abgabe von Phosphorsäure und Kochsalz beim Salzhunger erhalten. Diese ergeben, dass die P_2O_5-Abgabe nie gänzlich aufhörte, sie war nur beträchtlich geringer, als bei gewöhnlichem Futter; ferner war sie um so geringer, je grösser die Menge der genossenen aschenfreien Kost war. — Vom Kochsalz gilt dasselbe; während der ersten Versuchstage wurde eine verhältnismässig grosse Menge Kochsalz ausgeschieden, später nahm sie aber beträchtlich ab, so dass endlich in 200 ccm Harn nur unwägbare Spuren nachgewiesen werden konnten. Während der letzten Versuchstage, als das Tier von seinem eigenen Körper organische Substanz in grösserem Umfang zusetzte, traten wieder grössere NaCl-mengen im Harn auf. Auch für das Kochsalz gilt dasselbe wie für die Phosphorsäure, nämlich dass die Abgabe desselben im Harn um so grösser ist, je mehr der Körper von seiner eigenen organischen Substanz zusetzen muss.

Forster hält sich für berechtigt, diese Erfahrungen zu verallgemeinern und stellt also folgenden Satz auf: Bei Salzhunger giebt der Körper, wenn auch in geringerer Menge als sonst, Aschenbestandteile unaufhörlich von sich ab; ihre Menge ist am geringsten bei reichlicher Zufuhr von organischen Nahrungsstoffen.

Dieses wird wohl dadurch bedingt, dass die mineralischen Bestandteile zu grossem Teil mit den brennbaren Stoffen im Körper, vor allem den Eiweissstoffen, eine Art sehr lockerer Verbindungen bilden. Bei ungenügender Zufuhr von organischen Nahrungsstoffen lebt der Körper auf Kosten seiner eigenen Substanz. Je nach dem diese zu Grunde geht, werden die mit ihr verbundenen mineralischen Stoffe frei gemacht, gelangen in den allgemeinen Saftstrom und werden durch die Nieren ausgeschieden. Je grösser die Menge der genossenen salzfreien Kost ist, in einem um so geringeren Umfang wird

die eigene Substanz des Körpers zersetzt, in einer um so geringeren Menge werden die aus derselben entstandenen Aschenbestandteile frei gemacht, und um so geringer ist die Salzmenge des Harns.

Es ist ganz unzweifelhaft, dass die abgegebene Salzmenge vor allem von der Salzmenge in den Körpersäften bedingt ist. Wenn das Tier, wie gewöhnlich, in seinem Futter einen Überschuss an Salzen bekommt, so werden auch Salze in reichlicherer Menge abgegeben; bei salzfreiem Futter wird endlich die Abgabe auf ein Minimum reduciert.

Die eigentliche Bedeutung der mineralischen Nahrungsstoffe werden wir im Zusammenhang mit der theoretischen Besprechung des Stoffwechsels erörtern.

§ 6. Der Ansatz von Eiweiss im Körper.

Beim Studium der Eiweisszersetzung unter alleiniger Zufuhr von Fleisch (Eiweiss) fanden wir, dass es nur wenige Tage dauert, bis sich der Körper mit der genossenen Eiweissmenge ins N-Gleichgewicht stellt. Also dauert bei solcher Kost der Eiweissansatz nur eine kurze Zeit und kann keine bedeutende Höhe erreichen. Die grösste Fleischmenge, die Voit bei reiner Fleischnahrung an seinem Hunde zum Ansatz bringen konnte, betrug 1365 g (= 46.4 g N); im Durchschnitt konnte er auf diese Weise keinen grösseren Ansatz als 500 g Fleisch (= 17 g N) erreichen. Mit Fleisch allein vermag man allerdings ein Tier auf dem in einer anderen Weise erzeugten Eiweissstand zu erhalten, diesen Stand aber nicht herzustellen, noch eine Fleischmästung zu bewirken.

Ich bemerke ausdrücklich, dass ich, wenn hier und im folgenden, in Übereinstimmung mit der allgemein gebräuchlichen Ausdrucksweise, der gesamte im Körper zurückgebliebene Stickstoff als Fleisch berechnet wird, damit keineswegs behaupten will, dass alles dieses N in der That als Muskelsubstanz angesetzt wird. Im Gegenteil ist es sehr leicht möglich, dass sich von diesem Stickstoff ein Teil als totes Eiweiss in den Körperflüssigkeiten vorfindet, während ein anderer Teil als lebendige Substanz in anderen Geweben als den Muskeln angesetzt hat. Unter „Fleischansatz" verstehen wir also eigentlich den als Fleisch bezeichneten, im Körper zurückgebliebenen Stickstoff.

Aus seinen Versuchen mit alleiniger Fleischzufuhr zieht Voit ferner den Schluss, dass unter sonst gleichen Verhältnissen beim fettreichen Zustand des Tieres bis zum Eintritt des N-Gleichgewichtes Fleisch ungleich mehr und länger angesetzt wird als beim mageren Tiere. Bei fetten Tieren erspart also das im Körper abgelagerte Fett das in der Kost zugeführte Eiweiss.

Wir haben schon gesehen, dass auch bei gemischter, aus Eiweiss und N-freien Substanzen zusammengesetzter Kost das N-Gleichgewicht jedenfalls eintritt. Auf der anderen Seite wird die Eiweisszersetzung durch das Vorhandensein der N-freien Substanzen aber in einem gewissen Umfange herabgesetzt. Wir können also erwarten, dass wir bei gleichzeitiger Zufuhr von Eiweiss und von N-freien Substanzen einen umfangreicheren und länger dauernden Eiweissansatz zu stande bringen können.

Dies ist in der That der Fall, wie aus der folgenden Zusammenstellung einiger hierhergehöriger Versuche von Voit hervorgeht.

No.	Nahrung Fleisch; g	Nahrung Fett; g	Fleischumsatz; g	Durch das Fett bewirkte tägliche Ersparnis an Fleisch; g
1.	2000	250	1697	186
2.	2000	0	1883	
3.	1800	0	1771	140
4.	1800	250	1634	
5.	1500	0	1492	10
6.	1500	30	1482	3
7.	1500	60	1489	50
8.	1500	100	1442	
9.	1500	150	1422	70
10.	1000	0	1137	95
11.	1000	100	1042	
12.	1000	300	970	167
13.	500	0	556	36
14.	500	100	520	
15.	500	300	456	66
16.	500	0	522	

Aus dieser Tabelle ersehen wir, dass die Ersparung an Fleisch bei einer reichlichen Fleischzufuhr nicht durchgehend beträchtlicher ist, als bei einer geringen Fleischzufuhr. Bei 2000 g Fleisch finden wir allerdings die grösste Ersparung, 186 g; danach kommt aber die Ersparung bei 1000 g Fleisch, 167 g u. s. w. Obgleich es nicht möglich ist, aus diesen Zahlen ein ganz bestimmtes Gesetz zu abstrahieren, so scheinen diese Versuche doch anzudeuten, dass eine grosse tägliche Ersparnis an Fleisch nicht allein von der absoluten Fleischmenge in der Kost bedingt ist, sondern am besten erzielt wird, wenn die Fettzufuhr im Verhältnis zu der Fleischzufuhr relativ gross ist.

Diese Schlussfolgerung wird durch die folgende Versuchsreihe wesentlich unterstützt; bei derselben blieb die Fettmenge der Nahrung stets die gleiche, während die Fleischmenge von 450 bis auf 1500 g ohne erhebliche Änderung des täglichen Fleischansatzes anstieg.

Datum	Nahrung Fleisch; g	Nahrung Fett; g	Fleischansatz pro Tag; g
4. Dec. 1857	450	250	106
5.— 6. Jan. 1858	500	250	56
6.— 9. „ „	750	250	90
9.—12. „ „	1000	250	125
12.—15. „ „	1250	250	98
15.—19. „ „	1500	250	119
19.—22. „ „	1500	250	53

Die absolute Fleischmenge hat hier nur einen verhältnismässig geringen Einfluss auf den Fleischansatz ausgeübt: bei 750 und 1250 g ist er fast gleich gross, bei 1000 und 1500 ebenso.

Für die uns jetzt beschäftigende Frage ist es aber nicht genügend, zu untersuchen, wie gross die während einer längeren Zeit gewonnene mittlere Fleischersparung ist, wir müssen vor allem auch studieren, wie lange der

Fleischansatz dauert, bis das N-Gleichgewicht wieder eintritt und wie gross dieser Ansatz dann ist. Denn es kann ja der Fall sein, dass bei einer gewissen Kombination von Fleisch und Fett der tägliche Eiweissansatz ein sehr beträchtlicher ist, aber nur wenige Tage dauert, während bei einer anderen Kombination der Eiweissansatz pro Tag allerdings geringer ist, dagegen eine längere Zeit anhält, so dass er nun grösser als im ersten Falle wird.

Diese Frage ist in der That sehr schwer zu beantworten, denn sie verlangt, dass die Versuche an einem und demselben Tiere gemacht werden, und da dieselben vielfach variiert werden müssen, kann es nicht vermieden werden, dass sie eine lange Zeit beanspruchen, was aber sonstige Veränderungen im körperlichen Zustand des Tieres verursachen kann. Voit hat in der folgenden Tabelle eine Zusammenstellung seiner hierher gehörigen Beobachtungen mitgeteilt.

No.	Zahl der Tage	Nahrung		Gesamt-Fleischansatz; g	Ob N-Gleichgewicht?
		Fleisch; g	Fett; g		
1.	32	500	250	1794	Noch nicht
2.	3	750	250	271	Nahezu
3.	5	800	200	152	Gleichgewicht
4.	4	800	200	320	Noch nicht
5.	3	800	200	379	Noch nicht
6.	3	1000	250	375	Nahezu
7.	3	1250	250	294	Nahezu
8.	4	1500	250	476	Nahezu
9.	3	1500	350	159	Nahezu
10.	10	1500	150	104	Gleichgewicht
11.	23	1500	30—150	889	Nahezu
12.	7	1800	250	854	Gleichgewicht
13.	3	2000	250	352	Nahezu

Aus dieser Zusammenstellung geht hervor, dass die grösste Fleischmenge den grössten und am längsten dauernden Fleischansatz nicht hervorgebracht hat. Bei 1800 g Fleisch und 250 g Fett trat das N-Gleichgewicht nach sieben Tagen ein, und dabei waren nur 854 g Fleisch angesetzt; bei 500 g Fleisch und 250 g Fett stellte sich das N-Gleichgewicht sogar nach 32 Tagen nicht ein, und während dieser Zeit waren nicht minder als 1794 g Fleisch angesetzt. Und dabei war der Fleischansatz sehr gleichmässig über die ganze Versuchsreihe verteilt: auf die ersten zwölf Tage kam im Mittel ein Ansatz von 71 g Fleisch, auf die folgenden zehn Tage ein solcher von 42 g und auf die letzten zehn Tage einer von 52 g.

Um den grössten Ansatz von Fleisch zu erreichen, ist es also am besten, eine im Verhältnis zu der dargereichten Fleischmenge ziemlich grosse Fettmenge zu geben. Dass die Eiweisszufuhr unterhalb einer gewissen Grenze nicht hinabgehen darf, ist selbstverständlich.

In Bezug auf den Fleischansatz scheinen sich die Kohlehydrate in ganz derselben Weise als das Fett zu verhalten. Die Ersparung an Eiweiss durch Zugabe von Kohlehydraten verhält sich ganz analog mit derjenigen durch Zugabe von Fett. Unter welchen Bedingungen die Zugabe von Kohlehydraten den absolut grössten und am längsten andauernden Fleischansatz bewirkt, darüber giebt es allerdings keine näheren Untersuchungen. Wenn wir aber bedenken, wie sich der Eiweissumsatz bei Zufuhr von Kohlehydraten sonst ganz wie bei Fettzufuhr verhält, ist es sehr wahr-

scheinlich, dass auch in dieser Hinsicht eine Übereinstimmung stattfindet und dass also der Fleischansatz am grössten wird, wenn sich das Verhältnis Fleisch: Kohlehydraten zu gunsten der letzteren gestaltet.

Auch in praktischer Hinsicht sind diese Ergebnisse bedeutungsvoll, denn sie zeigen uns, dass es gar nicht rationell ist, einen Rekonvaleszenten oder im allgemeinen einen schlecht ernährten Menschen vorzugsweise mit Eiweiss zu ernähren. Durch eine einseitige Eiweisskost kann kein Eiweiss zum Ansatz gebracht werden, die Organmasse des Körpers kann nicht zunehmen, hierzu sind ausser dem Eiweiss Fett und Kohlehydrate in genügender Menge notwendig.

Der Eiweissansatz geschieht also bei dem erwachsenen Körper verhältnismässig schwierig. Von dem zugeführten Eiweiss werden im Mittel nur 7 bis 9 Proc. angesetzt. Wenn die absolute Zufuhr eine sehr grosse ist, so kann man indes, wie Kumagawa nachgewiesen hat, einen noch grösseren Eiweissansatz erzielen. Bei einer täglichen Fleischzufuhr von 1000 g (vorwiegend Eiweiss = 780 WE, N-freie Stoffe 221 WE) mit 133 WE pro Körperkilo wurden in seiner Versuchsreihe an einem kleinen Hunde etwa 21.5 Proc. des zugeführten Eiweisses im Körper angesetzt.

In Bezug auf den Eiweissansatz muss noch ein Umstand hervorgehoben werden, nämlich die Bedeutung der Körperübungen. Die Erfahrung aller Zeiten bezeugt, dass nicht allein die Kost und ihre Beschaffenheit beim Zuwachs der Muskelmasse des Körpers bestimmend ist. Eine rationell angeordnete Nahrung ist allerdings eine unerlässliche Bedingung dazu, nur die Thätigkeit der Muskeln mit der dabei stattfindenden reichlichen Blutdurchströmung und der vorläufig noch so rätselhafte Einfluss, den das centrale Nervensystem dabei auf die Muskeln ausübt, machen dieselben und den Körper überhaupt kräftig und leistungsfähig.

§ 7. Der Ansatz von Fett im Körper.

Als die wichtigste Quelle der Fettbildung im Körper hob Voit das Eiweiss hervor. Einen der wichtigsten Gründe dafür stellte das Resultat der Bilanzversuche dar, welches nach den Konstanten, welche von ihm und Pettenkofer benutzt wurden (vgl. S. 91), in der That ergab, dass nicht die gesamte Menge des in dem zersetzten Eiweiss enthaltenen Kohlenstoffes in den Ausscheidungen des Körpers wieder zum Vorschein kam und also im Körper angesetzt sein musste. Da die Glykogenablagerung nie eine sehr erhebliche Grösse erreicht, waren Pettenkofer und Voit vollkommen berechtigt, diesen im Körper zurückgebliebenen Kohlenstoff als Fett zu betrachten.

Wie schon erwähnt, hat aber das Eiweiss lange nicht den Kohlenstoffgehalt, den Pettenkofer und Voit ihm zuschrieben. Wenn ihre Versuche nach der oben angegebenen Relation $N : C = 1 : 3.28$ berechnet werden, so geben sie ganz andere Resultate, als die von den genannten Autoren dargestellten. Laut dieser Berechnung, welche von Pflüger angeführt worden ist, sollte in der Versuchsreihe von 1862 mit 1500 g Fleisch nur bei zwei Versuchen eine geringe Fettbildung (3.7—3.8 g) aus Eiweiss stattgefunden haben — Werte, die übrigens fast in das Bereich der unvermeidlichen Versuchsfehler fallen. Dasselbe gilt auch mit zwei Ausnahmen von den Versuchsreihen des Jahres 1863. Nach der Pflüger'schen Berechnung findet sich in den Versuchen mit 2000 g Fleisch ein Ansatz von 13.6, bezw. 11.8 g Fett (Pettenkofer und Voit haben 57.8—58.5 g). Auf Grund verschiedener Umstände korrigiert Pflüger jedoch die

letztere Zahl zu 1.6 g und versucht ausserdem nachzuweisen, dass statt 13.6 g Fett eigentlich gar nichts zum Ansatz gebracht worden ist.

Wir können also mit grosser Wahrscheinlichkeit behaupten, dass die Bilanzversuche von Pettenkofer und Voit keinen Beweis für die Fettbildung aus Eiweiss abgeben.

Auch die übrigen von Voit herangezogenen Gründe für eine Fettbildung aus Eiweiss haben nach der Kritik von Pflüger vieles an ihrer Beweiskraft verloren, z. B. die fettige Degeneration der Zellen und der Gewebe, sowie die Fettbildung bei den Larven der Schmeissfliegen. Auch wenn es richtig wäre, dass die fettige Degeneration durch eine Umwandlung des Eiweisses zu stande käme — was übrigens doch nicht als einwurfsfrei bewiesen angesehen werden kann — so ist dieses, wie auch Voit selbst hervorhebt, ein pathologischer Vorgang, der über die normalen Prozesse eigentlich nichts aussagt. Die Fettbildung bei den Schmeisslarven wurde in folgender Weise von F. Hofmann nachgewiesen. Er liess Eier der Schmeissfliege sich in defibriniertem Blut entwickeln. Das Blut enthielt ursprünglich 0.0535 g Fett, die Eier 0.0064 g, Summe 0.0599 g. Die erwachsenen Fliegenlarven hatten zusammen 0.5328 gr Fett — also einen Überschuss von 0.4729 g.

Gegen diesen Versuch bemerkt Pflüger, dass unter dem Einfluss von Bakterien in dem als Nährboden dienenden Blut eine Fettbildung stattgefunden hat, und dass also das bei den Larven gefundene Fett nicht in ihrem Körper aus Eiweiss, sondern im Blute durch die Bakterien gebildet worden ist.

Die Bildung des Milchfettes werden wir im Kap. XXV erörtern.

Überblicken wir nun das gesamte vorliegende Beobachtungsmaterial, so müssen wir Pflüger darin beipflichten, dass hier kein einziger Versuch vorliegt, aus welchem eine Fettbildung aus Eiweiss im gesunden Tierkörper einwandsfrei hervorgeht. Die Möglichkeit einer solchen scheint aber dadurch nicht vollständig ausgeschlossen zu sein, obgleich aus den bis jetzt gewonnenen Erfahrungen hervorzugehen scheint, dass eine solche aller Wahrscheinlichkeit nach nur von einem wenig erheblichen Umfange sein dürfte.

Auf der anderen Seite besitzen wir zahlreiche Versuche, die unzweifelhaft darthun, dass aus den N-freien Substanzen im Körper eine Fettbildung ohne Schwierigkeit stattfindet.

Dass das in der Nahrung zugeführte Fett im Körper direkt angesetzt werden kann, geht schon aus den oben (S. 92, 93) angeführten Bilanzversuchen von Pettenkofer und Voit hervor. Dasselbe wird in einer besonders augenfälligen Weise durch den folgenden Versuch von J. Munk nachgewiesen.

Er liess einen Hund 33 Tage lang hungern; dabei verlor derselbe natürlich den grössten Teil seines Fettes. Dann erhielt er während 17 Tage im Durchschnitt 300 g Fleisch und 130 g Rüböl und wurde nach 17 Tagen getötet. Bei der Sektion fand sich eine reichliche Ablagerung eines Fettes, das durch seine Konsistenz eine beträchtliche Abweichung vom normalen Hundefett darbot. Während letzteres aus 66 Proc. Ölsäure und 29 Proc. festen Fettsäuren besteht, enthielt jenes 82 Proc. Ölsäure und 13 Proc. feste Fettsäuren. Schon hierdurch war nachgewiesen, dass die Fette des Rüböls im Körper angesetzt worden waren; es konnte noch die im Rüböl enthaltene Erucasäure, die im normalen Hundefett nicht vorkommt, in dem bei Nahrung mit Rüböl abgelagerten Fett nachgewiesen werden.

Ferner können auch freie Fettsäuren der Nahrung nach Synthetisierung direkt als Körperfett angesetzt werden, wie es Munk in derselben

Weise wie beim eben erwähnten Versuch bei Fütterung mit den aus Hammelfett freigemachten Fettsäuren gezeigt hat.

Ob Fett auch aus Kohlehydraten im Körper gebildet werden kann, ist lange Zeit sehr fraglich gewesen. Da die Kohlehydrate das Fett ersparen, hat man ihnen immer eine grosse Bedeutung bei dem Fettansatz zugeschrieben, vielfach aber nur eine indirekte, indem das, wie man annahm, aus dem Eiweiss gebildete oder das mit der Nahrung zugeführte Fett durch die Kohlehydrate vor Zerfall geschützt werden sollte. Für pflanzenfressende Tiere und besonders für Schweine wurden jedoch schwer wiegende Gründe für die Fettbildung aus Kohlehydraten herbeigezogen. Die Diskussion erstreckte sich danach nur auf die Frage, ob dies auch bei den fleischfressenden Tieren und dem Menschen stattfände. Dass dies der Fall ist, geht zur vollen Evidenz aus den Versuchen von J. Munk und Rubner hervor, welche wir indes hier nicht näher besprechen können.

Aus dem hier über den Stoffansatz im Körper Dargestellten geht hervor, dass es verhältnismässig leicht ist, Fett im Körper zum Ansatz zu bringen. Wie die Untersuchungen über den Stoffwechsel bei steigender Zufuhr von N-freien Nahrungsstoffen gezeigt haben, wird derselbe dabei nur unter gewissen Umständen in die Höhe getrieben, erreicht aber bald ein Maximum und da das Resorptionsvermögen des Darmes es noch erlaubt, beträchtlich mehr von diesen Substanzen dem Körper zuzuführen, so wird das Überschüssige teils als Glykogen teils als Fett im Körper angesetzt.

Das Glykogen kommt allerdings fast überall im Körper vor; in grösserer Menge findet es sich aber nur in der Leber, und diese Drüse stellt also nebst den Muskeln das Hauptdepôt des Glykogens dar. Die Glykogenmenge, welche von der Leber und den Muskeln aufgespeichert werden kann, ist aber sehr begrenzt. Wenn nun die Menge der Kohlehydrate, welche beim Stoffwechsel nicht zu Grunde gehen, grösser ist, als die Leber zu magazinieren vermag, so wird der Rest in Fett umgewandelt. Der Körper kann fast beliebig grosse Mengen von Fett magazinieren. Im Unterhautgewebe, um die inneren Organe herum, kurz überall im Körper kann das Fett im Fettgewebe abgelagert werden. Die Fettleibigkeit entsteht also immer, wenn die Zufuhr an N-freien Substanzen grösser als der Bedarf des Körpers ist.

Ganz anders verhält sich das Eiweiss. Nur mit der grössten Schwierigkeit wird es im erwachsenen Körper angesetzt, und wir haben schon gesehen, dass die obere Grenze des N-Gleichgewichts etwa mit der oberen Grenze der Resorptionsfähigkeit des Darmes zusammenfällt.

Dies liegt auch in der Natur der Sache. Der Körper besitzt Organe, wo das überschüssige Fett abgelagert werden kann. Wenn ein Überschuss von Eiweiss vorhanden wäre, so müsste er entweder die Eiweissmenge der Körperflüssigkeiten (Blut, Gewebsflüssigkeit) steigern oder auch als lebendiges Protoplasma organisiert werden. Die obere Grenze für die Eiweissmenge der Körperflüssigkeiten wird natürlich bald erreicht, und wenn Eiweiss in

einer noch grösseren Menge zum Ansatz kommt, kann es nur als Protoplasma abgelagert werden. Die Erfahrungen hierüber zeigen aber mit aller Bestimmtheit, dass dies beim gesunden erwachsenen Körper nur in einem geringen Umfange stattfinden kann.

v. Hoesslin hat die Ursache dazu in folgender Weise zu erläutern versucht. Der Körper sucht die für ihn normale Menge an lebendiger Substanz in möglichst engen Grenzen zu erhalten, weil mit dem Wachstum der Zelle ein (unverhältnismässig) viel grösserer Verbrauch verbunden ist, und damit dann auch eine vermehrte Leistungsfähigkeit, wie auch mit einer Abnahme der lebendigen Substanz eine sehr verminderte. Eine mittlere und sich annähernd gleich bleibende Leistungsfähigkeit erhält sich der Körper durch die annähernde Konstanz seiner funktionierenden Massen. Das Gegenteil, eine weitgehende Abhängigkeit des Organismus und seines Bestandes an funktionierendem Protoplasma, eine rapide Ab- und Zunahme des Körperfleisches, wäre nicht zweckentsprechend, weniger vorteilhaft wie die wirkliche Einrichtung. Darum zerstört der Körper den grössten Teil des überschüssig zugeführten Eiweisses.

§ 8. Die Genussmittel.

Wenn die Kost reines Eiweiss, reines Fett, reine Kohlehydrate, Asche und Wasser in genügender Menge enthält, so haben wir eine Mischung, welche unsere Esslust nicht anspricht und die wir nur in der äussersten Not geniessen. Und doch findet sich dort alles, was wir brauchen, mit einer einzigen Ausnahme: etwas was dieser Kost Geschmack und Geruch giebt und macht, dass sie uns mundet, kurz was man mit Voit Genussmittel nennt. Wir dürfen uns nicht vorstellen, dass dieser Widerwillen von der Genusssucht des mehr oder weniger civilisierten Menschen bedingt ist, denn eine vollständig geschmacklose Kost wird sogar nicht von einem Tiere verzehrt, auch wenn sie sonst alles enthält, was das Tier nötig hat.

Zu den Genussmitteln zählen wir nicht nur die meist ausschliesslich darunter verstandenen, den Kaffee, den Thee, die alkoholischen Getränke, den Tabak u. s. w., sondern auch, und zwar in erster Linie, alle diejenigen Stoffe, welche unseren Speisen den ihnen eigentümlichen Geschmack und Geruch verleihen. Einige unter diesen Stoffen entstehen bei der Zubereitung der Speisen, wie z. B. beim Braten des Fleisches oder beim Backen des Brotes, andere, wie die Gewürze, werden den Speisen bei der Bereitung zugethan. Endlich kann man auch als Genussmittel alles bezeichnen, was die Mahlzeiten sonst angenehm macht, wie das saubere Auftragen der Gerichte, ein heiteres Gespräch u. s. w.

Einige Nahrungsstoffe sind zu gleicher Zeit auch Genussmittel, z. B. der Zucker und das Kochsalz. Der Körper braucht notwendig Kochsalz; in den Mengen, in welchen es genossen wird, ist es aber wesentlich ein Genussmittel.

Die physiologische Bedeutung der Genussmittel liegt in der von ihnen bewirkten Anregung zur Absonderung der Verdauungssäfte. Schon die Vorstellung oder der Anblick oder der Geruch eines uns angenehmen Gerichtes macht, dass uns das Wasser im Munde zusammenläuft, d. h. dass die Speicheldrüsen reichlich Saft absondern. Das gleiche lässt sich auch für die Magensaftdrüsen darthun. Erscheint uns aber eine Speise nicht appetitlich, so treten jene Erscheinungen nicht mehr ein (vgl. Kap. VII).

Wenn man eine anfangs recht wohlschmeckende Speise in zu grosser Menge geniesst oder zu oft hinter einander vorgesetzt erhält, so stumpft sich die Empfindung dafür ab, sie schmeckt uns nicht mehr oder widert uns sogar an und hört auf, für uns ein Genuss zu sein. Je ausgesprochener der Geschmack einer Speise ist, desto rascher widert sie uns an. Darum können wir nur wenige Speisen täglich und in grösserer Quantität geniessen, wie z. B. unser tägliches Brot. Darin liegt das Geheimnis der Bedeutung der Abwechselung in der Kost, und man kann in der That aus denselben Nahrungsmitteln eine Menge verschiedener Gerichte zubereiten. Die Menschenklassen z. B., die vorwiegend vom Mehl der Getreidearten leben, geniessen dieses Mehl nicht lediglich in Form von Brot, sondern sie verwenden es ausserdem zur Bereitung von Nudeln, Schmarren, Knödeln, Spätzeln u. s. w.

§ 9. Zur Theorie des Stoffwechsels.

In den vorhergehenden Abschnitten habe ich versucht, die thatsächlichen Ergebnisse der Untersuchungen über den Stoffwechsel möglichst frei von jeder theoretischen Anschauung darzustellen. Denn bei einer Frage, die eine so eminente praktische Bedeutung hat wie die vorliegende, ist es mehr als sonst notwendig, Erfahrung und Theorie auf das sorgfältigste zu unterscheiden. Sind doch bei der Verwertung der Ernährungslehre in der Praxis vor allem Thatsachen notwendig. Die Theorie wird hier wie so oft sonst erst in zweiter Linie kommen müssen.

a. Über die Zunahme des Gesamtstoffwechsels bei Zufuhr von Nahrung.

Die erste Frage, die uns hierbei begegnet, ist die von der Ursache der Zunahme des Gesamtstoffwechsels bei Zufuhr von Nahrung. Sie kann entweder in der bei der Verdauung stattfindenden Arbeit liegen oder auch darin zu suchen sein, dass die Zersetzungsfähigkeit der Organe bei vermehrter Zufuhr gesteigert wird.

Es ist unzweifelhaft, dass die Darmarbeit den Stoffwechsel in einem gewissen Grade steigern muss. Es fragt sich aber, ob dadurch die ganze Steigerung, wie sie z. B. bei einem eiweissreichen Futter am Hunde erscheint, erklärt werden kann. Ich glaube, die Antwort auf diese Frage muss entschieden verneinend sein. In der S. 91 angeführten Versuchsreihe von Pettenkofer und Voit war der Gesamtstoffwechsel beim Hunger etwa 1100 WE geringer als bei Zufuhr von 2500 g Fleisch. Da 1100 WE gleich einer Arbeit von 467500 kgm sind, so würde die zur Verdauung der gesamten Fleischmenge nötige Arbeit genügen, um das 34 kg schwere Tier auf 13750 m Höhe zu erheben. Es wird auch, wie ich glaube, allgemein angenommen, dass die Steigerung des Stoffwechsels durch das Eiweiss nur zum Teil von der Verdauungsarbeit abhängt.

Dass auch die bei Zufuhr von N-freien Substanzen unter Umständen stattfindende Zunahme des Gesamtstoffwechsels nicht allein durch die Darmarbeit verursacht wird, geht aus den S. 92—94 mitgeteilten Versuchen hervor, bei welchen der Stoffwechsel unter Zufuhr von 100 g Fett nicht grösser als beim Hunger war, oder die Zugabe von 379 g Kohlehydrate zu 1800 g Fleisch den Gesamtstoffwechsel gar nicht erhöhte.

Wenn aber z. B. durch Füttern mit salinischen Abführungsmitteln (Mering und Zuntz) oder mit Knochen der Darm einer sehr starken Reizung ausgesetzt wird, so kann die Darmarbeit eine deutlich hervortretende, erhebliche Steigerung des Stoffwechsels verursachen, wie in einem Versuch von Rubner, wo der Stoffwechsel bei Zufuhr von 20—30 g Knochen um etwa 10% zunahm oder in einem Versuch von Magnus-Levy, der nach

einer wahrhaft kolossalen Dosis Knochen (900—1000 g) eine Steigerung des Sauerstoffverbrauches um 24—33% während der ersten sechs Stunden beobachtete.

Die Steigerung des Stoffwechsels nach Nahrungsaufnahme scheint daher in einem wesentlichen Grad dadurch bedingt zu sein, dass die Gewebe des Körpers durch die reichlichere Zufuhr von Verbrennungsstoffen in irgend einer Weise zu einem stärkeren Stoffverbrauch gebracht werden. Wie dies geschieht und welchen Anteil die willkürlichen Muskelbewegungen dabei haben, darüber wissen wir zur Zeit nichts Bestimmtes.

b. Die Aufgabe der verschiedenen Nahrungsstoffe beim Stoffwechsel.

Wir kommen nun zu der viel schwierigeren Frage: welche Rolle haben die verschiedenen Nahrungsstoffe beim Stoffwechsel im Körper? Angesichts der überwiegenden Bedeutung des Eiweisses müssen wir in erster Linie dessen Verhalten besprechen.

Wir sehen hier von der Bedeutung des Eiweisses bei der Vermehrung von lebendiger Substanz ganz ab und werden nur folgende scharf abgegrenzte Aufgabe erörtern: welches ist die Bedeutung des mit der Nahrung aufgenommenen Eiweisses beim Stoffwechsel des erwachsenen Körpers?

Die wichtigste aller hierhergehörigen Thatsachen und diejenige, von welcher jede theoretische Erörterung derselben ausgehen muss, ist die, dass der Umfang der Eiweisszersetzung in erster Linie weder von der Arbeit (vgl. unten), noch von der absoluten Grösse der Körpermasse, sondern von derjenigen Eiweissmenge bestimmt wird, die dem Körper in der Nahrung zugeführt wird.

Wenn wir bedenken, wie sehr der Eiweisszerfall von der Eiweissmenge der Nahrung abhängig ist, wie derselbe auch in Bezug auf seinen zeitlichen Verlauf nach den Mahlzeiten mit der Resorption vom Eiweiss zum Blute auf das direkteste zusammenhängt und wie die N-freien Nahrungsstoffe dieses Verhalten der Eiweisszersetzung nicht wesentlich verändern, so werden wir fast gezwungen, mit Voit anzunehmen, dass gerade das in der Kost aufgenommene Eiweiss und nicht das lebendige Protoplasma beim Stoffwechsel in erster Linie zu Grunde geht. Da das lebendige Protoplasma aus Eiweiss entsteht und bei seinem Zerfall nach dem Tode Eiweiss bildet, nennt man es in der Ernährungsphysiologie in der Regel Organeiweiss und das aus der Nahrung stammende, tote, in den Körpersäften befindliche Eiweiss eirkulierendes Eiweiss. Um ein etwaiges Missverständnis zu vermeiden, werden wir hier statt dieser Namen die Termen Protoplasma, d. h. die lebendige Substanz, in welchen Geweben sie auch vorkommen mag, und Nahrungseiweiss, das aus der Nahrung aufgenommene, noch nicht in Protoplasma verwandelte Eiweiss, benutzen.

Das Nahrungseiweiss wird vor allem durch die Leichtigkeit gekennzeichnet, mit welcher es von den Organen des Körpers zersetzt wird. Kein organischer Nahrungstoff kann in dieser Hinsicht mit ihm wetteifern; allerdings können Fett und Kohlehydrate, wenn sie in genügender Menge dem Körper zugeführt werden, in einem gewissen

Grade die Eiweisszersetzung herabsetzen, dieselbe verhält sich jedoch, ihrem allgemeinen Charakter nach, bei Zufuhr von N-freien Nahrungsstoffen ganz in derselben Weise, wie bei reiner Eiweissnahrung.

Aus dem Darm geht das verdaute Eiweiss als Nahrungseiweiss ins Blut über; ist die resorbierte Eiweissmenge gross, und sind gleichzeitig eiweissersparende, N-freie Nahrungsstoffe in genügender Menge vorhanden, so kann ein Teil dieses Eiweisses im Körper unzersetzt bleiben, während jedenfalls der grösste Teil davon äusserst schnell verbraucht wird, so dass er in den meisten Fällen binnen 24 Stunden vollständig zerstört ist.

Das N-Gleichgewicht ist derjenige körperliche Zustand, bei welchem die Menge des täglich zugeführten Nahrungseiweisses gerade genügt, um den zur Zeit stattfindenden Bedarf an Eiweiss zu decken. Angenommen der Körper sei mit einer verhältnismässig geringen Eiweissmenge, z. B. 500 g Fleisch, im N-Gleichgewicht. Nun wird die Fleischmenge der Kost mit einem mal auf 1500 g erhöht. Der Körper stellt sich mit derselben nicht sogleich ins N-Gleichgewicht, sondern während der ersten Tage zersetzt er weniger, z. B. 1222, 1310, 1390, 1410, 1440, 1450 g (vgl. S. 89), bis endlich nach einigen Tagen das N-Gleichgewicht wieder hergestellt ist. Während dieser Tage ist also eine gewisse Menge von Eiweiss, in dem vorliegenden Beispiel 778 g, im Körper zurückgeblieben. Dieses Eiweiss kann entweder als neugebildetes Protoplasma oder als Nahrungseiweiss vorkommen; in welcher Proportion dasselbe aber auf beide verteilt ist, darüber können wir nichts Bestimmtes sagen.

Die Thatsache, dass der Körper gleich am ersten Tage der reichlicheren Fleischzufuhr 1222 g Fleisch zersetzen kann, bezeugt, dass die grössere Zufuhr, d. h. die grössere Menge vom Nahrungseiweiss in der That eine vermehrte Zersetzung bedingt. Auf der anderen Seite lehrt uns die Zunahme der Eiweisszersetzung bei fortgesetzter Fütterung mit der grossen Fleischmenge, dass die Fähigkeit der Gewebe, Eiweiss zu zersetzen, unter dem Einfluss der reichlicheren Zufuhr gesteigert wird. Kurz, die vermehrte Zersetzung von Eiweiss bei eiweissreicherer Kost würde also teils von der reichlicheren Zufuhr an und für sich, teils von der gesteigerten Zersetzungsfähigkeit der Gewebe bedingt sein.

Wird nun die Eiweissmenge der Kost plötzlich vermindert, so wird während der ersten Tage mehr Eiweiss zersetzt, als der Körper in der Kost bekommt, und es dauert eine Zeit lang, bis das N-Gleichgewicht wieder erreicht ist — vorausgesetzt dass die Eiweissmenge der Kost nicht in dem Grade abnimmt, dass überhaupt kein N-Gleichgewicht möglich ist. Während dieser Zeit verliert also der Körper eigenes Eiweiss. Dieses Eiweiss stammt teils aus dem im Körper aufgespeicherten Nahrungseiweiss, teils von zersetztem Protoplasma. Dass diese Mehrzersetzung überhaupt stattfindet, beruht wahrscheinlich zum Teil darauf, dass der Körper unter dem Einfluss der grösseren Zufuhr sich an eine umfangreiche Eiweisszersetzung gewöhnt hat, zum Teil auf dem grösseren Reichtum des Körpers an Nahrungseiweiss.

Die Beobachtungen an Hungernden lehren uns endlich, dass, nachdem das Stadium eingetreten ist, in welchem die Gewebe selbst das notwendige eiweissartige Material abgeben müssen, die Eiweisszersetzung in einem viel geringeren Grade als sonst stattfindet, dass also das Protoplasma nur verhältnismässig langsam sich in Nahrungseiweiss umsetzt.

Die hier vorgetragene Lehre von Voit, dass in erster Linie das Nahrungseiweiss und erst, wenn dasselbe dem Bedarf des Körpers nicht genügt, das Protoplasma zersetzt wird, ist verhältnismässig neu und eine andere Ansicht, die ursprünglich von Liebig, dem wir die Begründung der Nahrungsphysiologie verdanken, ausgesprochen

wurde und seitdem in mehreren Beziehungen modificiert worden ist, wird noch von wichtigen Stimmen verteidigt. Es ist daher notwendig, die betreffende Ansicht näher zu erörtern und ihre Wahrscheinlichkeit mit der hier in erster Linie gestellten zu vergleichen.

Nach der Ansicht von Liebig, die in einigen Punkten zur Zeit in Pflüger einen entschiedenen Verteidiger gefunden hat, findet die Thätigkeit des Körpers und speziell die der Muskeln in der Weise statt, dass das lebendige Protoplasma dabei selbst zerstört und von dem aufgenommenen Eiweiss wieder neugebildet wird. Die N-freien Substanzen werden, nach Liebig, zur Wärmebildung im Körper benutzt und zwar dadurch, dass der Sauerstoff dieselben direkt angreife. Sie würden das Eiweiss vor dem schädlichen Sauerstoff schützen, indem sie ihn in Beschlag nähmen. Auf Grund dessen werden die organischen Nahrungsstoffe in gewebsbildende (plastische) und wärmebildende (respiratorische) geteilt.

Den zweiten Satz dieser Hypothese können wir kurz abfertigen. Es zeigt die Erfahrung mit aller Bestimmtheit, dass die Zersetzung der N-freien Nahrungsstoffe nicht vom Sauerstoff, sondern von der Thätigkeit der Gewebe eingeleitet wird, wie dies am besten daraus hervorgeht, dass die Wärmebildung im Körper in einer sehr nahen Abhängigkeit vom Nervensystem steht (vgl. auch S. 28).

Viel schwieriger ist die Frage von dem Modus des Eiweisszerfalles. Pflüger hat die Ansicht von Liebig in der Weise modificiert, dass nicht die lebendigen Zellen u. s. w. als solche bei der Thätigkeit zu Grunde gehen, sondern dass nur die lebendigen Moleküle, von welchen sie aufgebaut sind, zersetzt und wieder neugebildet werden. Es sollte also ein steter Wechsel der lebendigen Moleküle stattfinden.

Wenn diese Ansicht richtig wäre, so hätte man zu erwarten, dass bei der Muskelarbeit, wo die Leistung des Körpers sehr vermehrt ist, eine Zunahme der N-Abgabe einträte, und man hat in der That ausserordentlich zahlreiche Versuche in dieser Richtung gemacht. In der grossen Mehrzahl der Fälle hat man dabei entweder keine oder nur eine geringe Zunahme der N-Ausscheidung während des Arbeitstages gefunden.

Als Illustration hierzu mögen die folgenden Versuche von Voit am Hunde dienen:

	Nahrung; g	Fleischumsatz pro Tag; g	
1. Hund	0	164	Ruhe
	0	167	Laufen
	0	149	Ruhe
2. Hund	1500	1522	Ruhe
	1500	1625	Laufen
	1500	1526	Ruhe
	1500	1583	Laufen
	1500	1535	Ruhe

Die Arbeit des Tieres bestand darin, dass es in einem grossen Tretrad zu laufen hatte. Die Grösse der Arbeit betrug nach Voits Berechnung etwa 150000 kgm pro Tag.

Die erste Versuchsreihe (Hunger) zeigt einen Fleischumsatz von 156 g bei Ruhe und von 167 g beim Laufen. Die Differenz ist von gar keiner Bedeutung, und auch wenn die ganze umgesetzte Fleischmenge zu der mechanischen Leistung angewendet worden wäre, könnten dadurch nur etwa 63000 kgm, d. h. etwa $^2/_5$ der geleisteten Arbeit entstanden sein.

In der zweiten Versuchsreihe bei 1500 g Fleisch ist der Fleischumsatz im Durchschnitt während der Arbeitstage nur 86 g (32000 kgm entsprechend) grösser als während der Ruhetage.

Dasselbe Resultat geht ferner aus den Versuchen von Pettenkofer und Voit am Menschen hervor. Die Versuchsperson hatte ein Rad mit einer Kurbel zu treiben. Das Rad wurde so stark belastet, bis der Widerstand in der Axe, nach dem Gefühl des Arbeiters, so gross war, wie er gewöhnlich bei Drehbänken in mechanischen Werkstätten ist, welche durch ein von der Hand getriebenes Schwungrad bewegt werden. Die Arbeit dauerte täglich neun Stunden. Bei Hunger und Ruhe betrug die Harnstoffabgabe 26,8 bis 26,3 g, und bei Arbeit 25,0 g. Bei mittlerer Kost und Ruhe wurde 35,4—37,2 g und bei Arbeit 37,3—36,3 g Harnstoff abgegeben. Also auch hier keine Steigerung der täglichen N-Abgabe durch die Arbeit.

An sich selbst machten Fick und Wislicenus einen sehr gewichtigen Versuch. Sie bestiegen den Berg Faulhorn, dessen Spitze 1956 m über dem Wasserspiegel des Brienzersees liegt. Sie genossen siebzehn Stunden vor dem Versuch ihre letzte N-haltige Mahlzeit; die Bergbesteigung selbst dauerte sechs Stunden; erst sieben Stunden später genossen sie wieder eine N-haltige Kost. Der Harn wurde vom Anfang der Bergbesteigung bis sieben Stunden nach derselben gesammelt und an N analysiert. Er enthielt bei Fick 5,74 und bei Wislicenus 5,55 g N, was dem Wärmewerte nach eine Arbeitsleistung von 63378 bezw. 61280 kgm entspricht. Die thatsächlich ausgeführte nützliche Arbeit bestand darin, den eigenen Körper (bei F. 66, bei W. 76 kg) auf die Höhe von 1956 m zu erheben und betrug also bezw. 129096 und 148656 kgm. Die auf Kosten des zersetzten Eiweisses ausgeführte Arbeit hätte also höchstens die Hälfte der thatsächlich ausgeführten betragen können, wenn wir nämlich von der Arbeit des Herzens und der Respirationsmuskeln, sowie von der zur Erhebung des Schwerpunktes bei jedem Schritt auch auf einer ganz ebenen Oberfläche nötigen Arbeit ganz und gar absehen.

Man könnte sich vorstellen, dass die der Arbeit entsprechende N-Menge nicht am Arbeitstage, sondern später vom Körper abgegeben würde. Diese Annahme, die schon von Liebig ausgesprochen wurde, haben in der That Argutinsky und Krummacher an der Hand von einigen an sich selbst ausgeführten Versuchsreihen geprüft und als richtig befunden. Die beweisende Kraft dieser Versuche wird aber dadurch wesentlich herabgesetzt, dass die beiden Autoren schon während der Ruhetage nicht im N-Gleichgewicht waren, und dass ihre Kost in Bezug auf ihren absoluten Gehalt an Nahrungsstoffen viel zu gering war, nämlich pro Körperkilo nur 18,2—30 WE, während 30 WE pro Körperkilo als der Bedarf eines erwachsenen, ruhenden oder höchstens ganz leicht arbeitenden Mannes bei zureichender Kost gilt.

Wenn die betreffende Auffassung richtig wäre, so würde übrigens hieraus folgen, dass die Eiweisszersetzung und die N-Abgabe bei der Muskelarbeit in einer ganz anderen Weise als sonst erfolge, denn wir haben ja gesehen, dass sonst sogar sehr grosse, in der Nahrung verabreichte Eiweissmengen an demselben Tag zersetzt und die dabei entstandenen Produkte vom Körper abgegeben werden.

Die Erfahrung am Hungerer Succi spricht auch entschieden gegen diese Ansicht. Während des zwölften Tages seines Fastens machte dieser einen Ritt von 1 St. 40 Min., ging sodann in seinem Zimmer umher, lief acht Minuten mit einigen Studenten um die Wette und endete den Tag mit einer Fechtübung. An diesem Tage hatte er 19900 Schritte gemacht. Die N-Abgabe im Harn betrug am elften Tage (während derselben lag Succi den ganzen Tag im Bett) 7.880 g; am zwölften Tage (Arbeit) 7.162; am 13. Tage 3.509; am 14. Tage 5.336; am 15. Tage 5.142 g u. s. w. Also konnte weder am Arbeitstage, noch während der drei folgenden Ruhetage irgend welche Steigerung der N-Abgabe beobachtet werden.

Jedenfalls dürfen wir uns nicht vorstellen, dass nicht auch das Eiweiss als Quelle der Muskelarbeit dienen kann. Nachdem wir gesehen haben, wie ausserordentlich leicht das Nahrungseiweiss von den Geweben angegriffen wird, kann es durchaus nicht in Abrede gestellt werden, dass unter Umständen auch bei der Muskelarbeit ein vermehrter Eiweisszerfall stattfinden kann. In einem extremen Falle, wenn gar kein Fett dem Körper zur Verfügung steht, wird die Muskelarbeit nur auf Kosten des Eiweisses ausgeführt werden können.

Diesen von Voit als theoretisch vollkommen möglich dargestellten Fall hat Pflüger, wie es scheint, ziemlich vollständig realisiert. Er fütterte einen grossen Hund eine längere Zeit hindurch mit Fleisch, dessen Gehalt an Fett und Kohlehydraten so gering war, dass er, seiner Ansicht nach, für die Erzeugung der Herzarbeit allein nicht genügte. Vor dem Beginn der Versuche war der Hund sehr mager. Von Zeit zu Zeit liess Pflüger das Tier eine sehr starke Arbeit ausführen, die dann natürlich nur auf Kosten des Eiweisses hat geleistet werden können.

Dadurch ist aber nicht nachgewiesen, dass die Arbeit immer auf Kosten des Eiweisses geschehe. Im Gegenteil sprechen die zahlreichen Versuche, die zur Beleuchtung dieser Frage gemacht worden sind, entschieden dafür, dass der Körper, wenn ihm N-freie Nahrungsstoffe in genügender Menge zur Verfügung stehen, bei seiner Arbeit nicht das Eiweiss, sondern gerade diese Substanzen angreift.

So schwierig es in der Regel ist, bei der Körperarbeit eine Steigerung der Eiweisszersetzung nachzuweisen, ebenso leicht ist es festzustellen, dass die Zersetzung der N-freien Nahrungsstoffe dabei zunimmt.

So finden wir z. B. bei den Versuchen von Pettenkofer und Voit am Menschen, durch die Arbeit eine Zunahme der täglichen Fettzersetzung um 171 g beim Hunger und um 101 g bei gewöhnlicher Kost. Fast augenblicklich, wenn die Arbeit beginnt, nimmt die CO_2-Abgabe zu und kann bei Arbeit von 27 auf 131 g pro Stunde gesteigert werden. Allen unseren Erfahrungen nach kann diese starke Zunahme der CO_2-Abgabe nicht von einer entsprechenden Steigerung des Eiweisszerfalles bedingt werden.

Von dem im Eiweiss gebundenen Kohlenstoff verlässt 2.61 g pro 1 g N durch die Respiration den Körper. In 104 g CO_2 finden sich 28.1 g C, was also 10.9 g N = 68.1 g Eiweiss entsprechen würde. Um eine so grosse Eiweisszersetzung anzunehmen, müsste man sich vorstellen, dass gerade die bei der Arbeit zu Grunde gehenden Eiweissmoleküle sich sogleich wieder regenerierten, indem der N-haltige Rest derselben sich mit N-freien Substanzen zu Eiweiss verbinde, während das N-freie Spaltungsprodukt dagegen vollständig zu Kohlensäure und Wasser verbrennen würde. Dann stellt sich aber die Frage dar, warum gerade das während der Arbeit zersetzte Eiweiss so vollständig zurück-

gebildet wird, da das während der körperlichen Ruhe verbrauchte Eiweiss diese merkwürdige Regeneration nicht vorzeigt?

Alles in allem scheint es also, nach den bis jetzt gewonnenen Erfahrungen zu urteilen, dass die Muskelarbeit, wenn Fette und Kohlehydrate in genügender Menge dem Körper zur Verfügung stehen, in erster Linie auf Kosten dieser Nahrungsstoffe und erst dann, wenn diese nicht in genügender Menge zur Verfügung stehen, auf Kosten des Eiweisses stattfindet.

Wenn diese Schlussfolgerung richtig ist, so bildet sie einen sehr wichtigen Grund für die Ansicht, dass das lebendige Protoplasma bei seiner Thätigkeit in der Regel nicht zerstört wird.

Nunmehr haben die Gegner dieser Auffassung, wie schon bemerkt, ihre Ansicht derart modificiert, dass nicht die Elementarorganismen selbst, sondern die lebendigen Moleküle, aus welchen sie zusammengesetzt sind, beim Lebensprozess unaufhörlich zersetzt und neugebildet werden. Die Zellen als solche würden daher nicht zu Grunde gehen, sondern nur ihre Moleküle unaufhörlich wechseln. Diese lebendigen Moleküle zerfallen viel leichter als das tote Eiweiss, und nur, nachdem dieses in lebendige Moleküle verwandelt worden ist, würde es zersetzt werden. An und für sich wäre es viel mehr stabil als das Protoplasma.

Es wird ja von der alltäglichen Erfahrung bestätigt, dass ein Organ, sobald es vom lebenden Körper herausgenommen wird, binnen einer verhältnismässig kurzen Zeit stirbt, und dass auf der anderen Seite das tote Eiweiss in trockenem Zustande beliebig lange aufbewahrt werden kann, ohne dass es sich zersetzt. Aus diesen und anderen ähnlichen Beobachtungen ist es doch nicht erlaubt zu folgern, dass auch im unversehrten Körper das tote Eiweiss weniger zersetzlich als das lebendige Protoplasma sei. Denn jedes vom Körper herausgeschnittene Organ wird gerade durch die Ausschaltung aus dem Körper in ganz abnorme Verhältnisse gebracht. Im lebendigen Körper stellt die Gewebsflüssigkeit das Medium dar, in welchem die Zellen und die Gewebe ihre Thätigkeit ausüben. Da, wo diese Flüssigkeit fehlt, oder dieselbe die geeignete Temperatur und die normale Zusammensetzung nicht hat, oder wo sie nicht genügend oft erneut oder nicht mit Sauerstoff in genügender Menge versehen wird, stellt sich das Protoplasma in der Regel als eine sehr leicht zersetzbare Substanz dar. Wir sind aber nicht dazu berechtigt, ohne weiteres zu behaupten, dass die lebendige Substanz sich in derselben Weise verhalten soll, wenn sie sich, was die Gewebsflüssigkeit anbelangt, in vollständig normalen Verhältnissen befindet. Unter solchen Umständen führt sie aber ihre Verrichtungen aus und es finden sich keine Gründe zu der Annahme vor, dass sie dabei weniger stabil ist als die toten Stoffe in der Flüssigkeit, in welcher sie badet.

Wenn die lebendige Substanz bei ihrer Thätigkeit immer zu Grunde gehen sollte, welche ungeheure synthetische Arbeit würde es dann nicht beanspruchen, um sie wieder aus dem toten Nahrungseiweiss zurückzubilden. Und wenn dieses dennoch der Fall wäre, wie sollte man dann die ausserordentliche Schwierigkeit erklären, mit welcher im erwachsenen Körper ein Ansatz zu stande kommt?

Wie viel einfacher ist nicht da die andere Anschauung, nach welcher die organisierten Gewebe nicht selbst zu Grunde gehen und auch ihre Moleküle bei der Thätigkeit nicht zersetzt werden, sondern verhältnismässig stabile Substanzen sind, welche auf Kosten der in der Gewebsflüssigkeit befindlichen brennbaren Stoffe ihre Verrichtungen ausführen. Aus der Gewebsflüssigkeit entnehmen die Gewebe, was sie zu ihrer Thätigkeit von nöten

haben. Aller Wahrscheinlichkeit nach nehmen sie diese Stoffe in ihre Masse auf, jedoch ohne dass dieselben dabei organisiert werden. Je nach dem augenblicklichen Umfang der Thätigkeit werden sie innerhalb einer kürzeren oder längeren Zeit zersetzt. In Bezug auf die Zersetzungen im Tierkörper würde also kein prinzipieller Unterschied zwischen dem Eiweiss und den N-freien Nahrungsstoffen stattfinden. Die Verteidiger der Ansicht, dass alles Eiweiss bei seiner Zersetzung erst organisiert sein muss, haben der Art und Weise, wie die N-freien Substanzen zu Grunde gehen, gar keine Aufmerksamkeit geschenkt, seitdem sich die ursprüngliche LIEBIG'sche Lehre, dass diese vom Sauerstoff direkt angegriffen würden, nicht mehr haltbar gezeigt hat und man davon allgemein überzeugt worden ist, dass auch die Oxydation der Fette und der Kohlehydrate von der Thätigkeit der lebendigen Substanz eingeleitet wird.

Wenn ich also die lebendige Substanz als im grossen und ganzen stabil auffasse, so will ich auf der anderen Seite durchaus nicht verneinen, dass eine über grössere Perioden sich erstreckende Zerstörung und Neubildung derselben stattfinden kann, gleichwie ich ausdrücklich bemerke, dass gewisse organisierte Gebilde unaufhörlich zu Grunde gehen, wie Blutkörperchen, Epidermiszellen der Haut und ihrer Anhänge, Epithelien des Darmrohres u. s. w.

Es erübrigt aber noch eine Frage, deren befriedigende Lösung für die dargestellte Auffassung ausserordentlich bedeutungsvoll ist, nämlich warum der Körper bei genügend grosser Zufuhr von N-freien Nahrungsstoffen die Eiweisszufuhr nicht vollständig entbehren kann.

Zum Teil ist dies natürlich davon abhängig, dass, wie soeben bemerkt, die organisierte Substanz in einem gewissen Umfang zerstört wird und zur Restitution derselben ja das Eiweiss notwendig ist. Ferner wird Eiweiss bei der Bildung von Verdauungsflüssigkeiten, bei der Milchabsonderung u. s. w. verbraucht.

Wie gross die Eiweissmenge ist, die zur Deckung dieser Bedürfnisse notwendig ist, kann vorläufig nicht angegeben werden; jedenfalls ist sie aber beträchtlich geringer als die Menge von Eiweiss, welche, nach vielfachen Erfahrungen, notwendig ist, um den Körper in einem befriedigenden Ernährungszustande zu erhalten.

VOIT beantwortet die vorliegende Frage ganz einfach so, dass die Gewebe ihres Unterhaltes wegen eine gewisse Menge Eiweiss nötig haben. Diese Antwort ist aber nur eine Umschreibung der zu erklärenden Thatsache. Etwas mehr scheint die folgende Überlegung leisten zu können.

Die Gewebsflüssigkeit ist das Medium, in welchem die Zellen und die Gewebe leben. Nun enthält diese Flüssigkeit als einen notwendigen Bestandteil Eiweiss. Wo aber Eiweiss vorhanden ist, wird es von den Geweben mit der grössten Begierde zersetzt. Beim Hunger wird also das Eiweiss der Gewebsflüssigkeit allmählich verbraucht, und dies letztere würde als Medium für die Gewebe untauglich sein, wenn nicht diese von sich selbst Eiweiss zur Gewebsflüssigkeit abgäben. Dieses Eiweiss wird seinerseits wieder zersetzt und statt dessen neues von den Geweben abgegeben. So geht es ununterbrochen fort; durch den Bedarf an Gewebsflüssigkeit mit den derselben eigentümlichen Bestandteilen, sowie durch die Eigentümlichkeit der Zellen, das Eiweiss allen anderen organischen Nahrungsstoffen vorzuziehen, lässt es sich also erklären, warum nicht allein beim Hunger, sondern

auch bei der reichlichsten Zufuhr von N-freier Kost, Eiweiss im Körper zersetzt wird, ohne dass wir darum anzunehmen brauchen, dass die Gewebe oder die organisierten Moleküle selbst bei jeder Lebensäusserung zu Grunde gehen müssen.

Von demselben Gesichtspunkt aus können wir auch die Erscheinungen bei Salzhunger (vgl. S. 98) erklären. Die in den Körperflüssigkeiten befindlichen Aschenbestandteile sind für die osmotische Spannung derselben von einer durchgreifenden Bedeutung und die Erfahrungen an einzelligen Geschöpfen lehren uns, dass der Salzgehalt, d. h. die osmotische Spannung, der Flüssigkeit, in welcher sie leben, ausserordentlich wichtig ist. Es ist daher nicht zu kühn, anzunehmen, dass bei den mehrzelligen Organismen die Gewebsflüssigkeit, um ihre Aufgabe erfüllen zu können, auch eine gewisse Menge von Aschenbestandteilen nötig hat. Nun werden diese aber durch die Ausscheidungen des Körpers unaufhörlich abgegeben; wenn sie nicht durch die Nahrung wieder ersetzt werden, so müssen endlich die lebendigen Gewebe von sich selbst solche zur Gewebsflüssigkeit abgeben, damit dieselbe keine allzu abnorme Zusammensetzung bekomme. Die Störungen im Befinden des Körpers sind aber, nach den Angaben von Forster, bei Salzhunger grösser als bei vollständiger Karenz. Dies scheint zu bestätigen, dass im ersten Falle die Gewebe nicht vollständig zerfallen, wie es bei der vollständigen Karenz geschieht, sondern hauptsächlich Aschenbestandteile abgeben. Infolgedessen treten die besprochenen schweren Störungen in ihnen auf.

Endlich werden natürlich die Aschenbestandteile ganz wie das Eiweiss auch zum Aufbau der zu Grunde gehenden organisierten Substanz verwendet.

Zweiter Abschnitt.

Die Ernährung des Menschen.

Wenn die Kost alle diejenigen Stoffe, welche der Körper nötig hat, in genügender Menge und richtigem gegenseitigen Verhältnis enthält, wird sie von Voit eine Nahrung genannt. Betrifft es einen gesunden, erwachsenen Menschen, so stellt die Nahrung diejenige Menge von Nahrungsstoffen dar, mit welcher der Körper im stofflichen Gleichgewicht ist. Bei wachsenden Kindern, sowie bei Erwachsenen, welche sich in einem schlechten Nahrungszustande befinden, muss die Nahrung reichlicher sein, so dass ein Teil davon im Körper angesetzt wird.

In diesem Abschnitt haben wir den Nahrungsbedarf des Menschen und einige sich daran anschliessende Umstände zu untersuchen. Auf Einzelheiten kann natürlich hier nicht eingegangen werden; so wichtig sie auch sind, gehören sie eher zur Hygiene oder zur Diätetik, als zur Physiologie der Ernährung.

Der Nahrungsbedarf eines Menschen stellt diejenige Quantität der verschiedenen Nahrungsstoffe dar, welche von dem Darm aus dem Körper täglich zugeführt werden muss. Da wir aber in der Regel nicht reine Nahrungsstoffe, sondern aus verschiedenen Nahrungsmitteln bereitete Speisen geniessen, so kann es schon von vornherein in Frage gestellt werden, ob die Nahrungsstoffe, die in verschiedenen

Nahrungsmitteln enthalten sind, in einem gleich grossen Grade im Darm ausgenützt werden, und die Erfahrung hat gezeigt, dass in der That die Ausnützung der Nahrungsstoffe in verschiedenen Nahrungsmitteln und Speisen sehr verschieden ist (Rubner).

§ 1. Die Ausnützung der Nahrungsstoffe.

a. Methodik.

Die Untersuchungen über die Ausnützung der Nahrungsstoffe im Darme werden im allgemeinen in der folgenden Weise ausgeführt. Die zu verabreichende Kost und die derselben entsprechenden Faeces werden genau analysiert. Die einzige Schwierigkeit liegt darin, die Faeces genau abzugrenzen, da ja der Darm noch von Resten der vorausgegangenen Kost gefüllt ist. Zu diesem Zwecke lässt man die Versuchsperson etwa 20 Stunden lang fasten, giebt dann die Versuchskost und zu gleicher Zeit irgend welche Substanz, z. B. Heidelbeeren, welche den Faeces eine charakteristische Farbe mitteilt. Nach der letzten Mahlzeit der Versuchskost wird wieder während etwa 20 Stunden gefastet und mit der ersten darnach verabreichten Mahlzeit wieder Heidelbeeren genossen.

Bei der Analyse der Kost und der Faeces bestimmt man, wie oben bemerkt, 1) den Stickstoff, 2) das Ätherextrakt (Fett), 3) den Trockenrückstand, 4) die Asche. Aus dem Stickstoff wird durch Multiplikation mit 6.25 das Eiweiss erhalten. Die Summe des Eiweisses, des Ätherextraktes und der Asche wird von dem Trockenrückstand subtrahiert; der Rest stellt die Kohlehydrate dar.

Da aber in der Kost und in den Faeces andere N-haltige Substanzen als Eiweiss enthalten sind, so lehren uns die Versuche eigentlich nur, wie der Stickstoff ausgenutzt wird. Weil auf der anderen Seite die Bestimmungen des Eiweisses in den Nahrungsmitteln in derselben Weise ausgeführt werden, ist es vom praktischen Gesichtspunkte aus vollkommen berechtigt, von der Ausnutzung des Eiweisses zu sprechen.

Auch das, was als Kohlehydrate bezeichnet wird, besteht nicht aus reinen, im Darme löslichen Kohlehydraten, sondern enthält noch Cellulose und andere im Äther nicht lösliche N-freie Substanzen.

Endlich ist zu bemerken, dass die in den Faeces gefundenen N- und Fettmengen nicht ausschliesslich Reste der eingeführten Kost darstellen, denn auch bei N-freier Kost enthalten ja die Faeces Stickstoff und bei fettfreier Kost Ätherextrakt (vgl. S. 74). In diesen Fällen stammen die betreffenden Substanzen natürlich aus zerfallenem Darmepithel, Verdauungsflüssigkeiten und anderen in den Darm vom Körper selbst abgegebenen Flüssigkeiten.

b. Die Ausnützung des Eiweisses.

Die N-Menge der Faeces, die dem Körper selbst entstammt, beträgt, wie wir schon gesehen haben, etwa 0.54—1.36 g. Wenn wir also bei einer gewissen Versuchskost in den entsprechenden Faeces nur diese Quantität Stickstoff finden, so können wir sagen, dass der aufgenommene Stickstoff zum allergrössten Teil im Darme ausgenützt worden ist.

Dies ist im allgemeinen mit animalischen Nahrungsmitteln der Fall; bei diesen, Fleisch, Fisch, Eier, Milch, Käse, hat die tägliche N-Abgabe in den Faeces bei den hierher gehörigen Versuchen zwischen 0.14 und 1.9 variiert; nur in einem Fall (4100 g Milch) finden wir in den betreffenden Versuchen eine grössere N-Menge (3.10) in den Faeces.

Wenn die N-Menge in den Faeces als procent. Verlust der aufgenommenen N-Menge berechnet wird, so beträgt sie im allgemeinen 2.0—7.7.

Bei pflanzlichen Nahrungsmitteln ist die N-Menge der Faeces beträchtlich grösser und hat in den hierher gehörigen Versuchen sogar den hohen Wert von 9.09 g erreicht; der procentische Verlust steigt hier bis auf 48 Proc. und ist in der Regel grösser als 15 Proc.

Dies beruht in erster Linie darauf, dass die vegetabilischen Nahrungsmittel in ihren Hülsen stickstoffhaltige Verbindungen enthalten, welche kein Eiweiss sind und im Darm nicht verdaut werden. Je reicher an Hülsen ein vegetabilisches Nahrungsmittel ist, um so schlechter hat sich in der That die Ausnutzung seines Stickstoffes herausgestellt. Daher finden wir beim Roggenbrot aus ganzem Mehl in den Faeces etwa 2—4 g Stickstoff und einen Verlust von etwa 30—40 Procent. Wenn dagegen die Hülsen grösstenteils entfernt werden, so stellt sich die Ausnützung günstiger. In den Faeces erscheint nur etwa 2 g Stickstoff und der procent. Verlust beträgt nur 10—20.

Als mitwirkende Ursachen zu der schlechteren Ausnützung von groben vegetabilischen Nahrungsmitteln kommen noch das verhältnismässig grosse Volumen derselben, die saure Gärung der Kohlehydrate, sowie der Gehalt der vegetabilischen Nahrungsmittel an unverdaulichen Substanzen in Betracht. Alle diese Umstände üben nämlich eine reizende Wirkung auf die Muskulatur des Darmes aus und rufen also eine schnellere Entleerung des Darminhaltes hervor.

c. Die Ausnützung des Fettes und der Kohlehydrate.

In Bezug auf die Ausnützung des Fettes ist zu bemerken, dass die Faeces, auch bei einer Kost, die kein Fett enthält, etwa 3.1—6.5 g Aetherextrakt enthalten. Wenn also die Faeces nach Zufuhr von Fett in der Kost keine grössere Fettmenge enthalten, so können wir sagen, dass das betreffende Fett im Darme fast vollständig ausgenützt worden ist. Dies ist bei Eiern, Milch, Butter, Margarin und Schmalz — also bei Fetten, welche bei der Körpertemperatur flüssig werden und nicht von Membranen umgeben sind — der Fall.

Wenn aber die verabreichten Fette bei der Körpertemperatur nicht schmelzen, so werden sie schlechter ausgenützt; desgleichen wenn sie nicht frei, sondern in Membranen eingeschlossen, wie Speck, genossen werden. Die Ausnützung des Fettes ist aber auch in diesem Falle im allgemeinen eine sehr gute und sogar bei 350 g Fett (darunter viel Speck) pro Tag erscheinen nur etwa 45 g in den Faeces.

Auch die Kohlehydrate werden im Darme gut ausgenützt, indem der Verlust bei den gewöhnlichen Nahrungsmitteln im Maximum nur auf etwa 10—11 Proc. steigt. Im Durchschnitt ist er noch geringer. Übrigens gilt auch von den Kohlehydraten, dass sie in fein präparierten Nahrungsmitteln viel besser (Verlust 0.8—3.2 Proc.) als in gröberen (Verlust 6.9—11 Proc.) ausgenützt werden. Über die Verdaulichkeit der Cellulose habe ich schon gesprochen (vgl. S. 97).

d. Die Ausnützung gemischter Kost und praktische Konsequenzen.

Diejenigen Versuche, welche wir bis jetzt besprochen haben, beziehen sich auf die Aufnahme von einzelnen Nahrungsmitteln. Man könnte sich jedoch denken, dass bei der gemischten Kost, wie sie gewöhnlich von dem Menschen genossen wird, die Ausnützung sich vorteilhafter als bei diesen Versuchen stellen sollte, und es zeigt sich in der That, dass gewisse Mischungen besser als deren einzelne Komponenten ausgenützt werden. Dennoch ergeben sämtliche Versuche, welche wir zur Zeit über die Ausnützung einer gemischten Kost besitzen, dass auch in einer gemischten Kost der vegetabilische Stickstoff schlechter als der animalische ausgenützt wird.

In den verschiedenen, bis jetzt vorliegenden Versuchen über die Ausnützung des Eiweisses in einer gemischten Kost finden wir für den procent. Verlust Zahlen, welche zwischen 4.7 und 53.4 schwanken. Es ist indessen bei vielerlei Berechnungen über das Kostmass und ganz besonders in Bezug auf das Kostmass in öffentlichen Anstalten notwendig, eine Durchschnittszahl dafür zu haben. Da nun in einer Anstaltskost aus ökonomischen Gründen die animalischen sowie die feineren vegetabilischen Nahrungsmittel nur in einer verhältnismässig geringen Menge vorkommen, so darf diese Durchschnittszahl nicht zu niedrig genommen werden.

Bei den folgenden Berechnungen der Kostsätze, welche in einem wesentlichen Grade grobe vegetabilische Nahrungsmittel enthalten, werde ich daher den N-Verlust auf 25 Proc. schätzen.

Es erübrigt, noch einige Worte über die Ausnützung der gesamten potentiellen Energie der Kost hinzuzufügen. Ich nehme jetzt, wie bei den letzten Erörterungen an, dass die gesamten Faeces einen Rückstand der aufgenommenen Kost darstellen. Für eine gemischte Kost schätzt Rubner auf Grund eines Versuches über den Verbrennungswert des Kotes den Verlust auf 8.11 Proc. des Bruttowertes der Nahrung. Aus denjenigen Versuchen mit gemischter Kost, bei welchen die Ausnützung sämtlicher Nahrungsstoffe untersucht ist, ergiebt sich für den Verlust an Energie 4.81 bis 13.9 Proc.

Wenn es gilt, eine Zahl zu finden, welche die Ausnützung der Kraftzufuhr in einer Anstaltskost ausdrückt, dürfen wir, wie beim Eiweiss, den Verlust nicht zu gering schätzen; ich nehme denselben daher zu 10 Proc. an. Wenn man eine Energiezufuhr von 3000 WE beabsichtigt, müsste man also 3333 WE in der Kost verabreichen.

Wie aus der vorhergehenden Darstellung hervorgehen dürfte, ist ein vollständiger Ausnützungsversuch mit nicht geringer Mühe verbunden. Wenn es nur gilt, im allgemeinen eine Übersicht zu erhalten, wie die totale Energie der Kost ausgenützt wird, kann man mit genügender Genauigkeit durch folgendes Verfahren zum Ziele gelangen. Man bestimmt den Trockenrückstand der Kost und der entsprechenden Faeces, denn der Verlust an Trockensubstanz weicht, wie die bis jetzt gewonnene Erfahrung ergiebt, nur ganz unerheblich von dem Verlust an Energie ab.

§ 2. Der Nahrungsbedarf des erwachsenen Menschen.

Es ist ohne weiteres klar, dass der Nahrungsbedarf eines erwachsenen Menschen von der von ihm zu leistenden körperlichen Arbeit wesentlich bedingt sein muss, denn jede körperliche Arbeit ist mit einem stärkeren Stoffverbrauch verbunden. Daher haben wir in erster Linie zu untersuchen, wie gross die Gesamtzufuhr bei verschieden starker Arbeit sein muss.

Das Problem wird dadurch wesentlich vereinfacht, dass wir hierbei die anorganischen Nahrungsstoffe nicht näher zu berücksichtigen brauchen. Es hat sich nämlich herausgestellt, dass die Kost, wenn sie sonst genügend ist und die richtige Zusammensetzung hat, auch in genügender Menge diese Nahrungsstoffe enthält.

Unsere Kenntnisse des für den Menschen notwendigen Kostmasses haben wir hauptsächlich durch die Untersuchung der Kost erhalten, die von Menschen in verschiedenen Berufsarten bei frei gewählter Kost genossen wird. Dabei gehen wir von der Annahme aus, dass die genossene Kost weder spärlicher noch reichlicher als der Bedarf ist — was wohl in der Regel zutrifft, wenn sich die Untersuchung auf Menschen erstreckt, deren ökonomische Stellung es nicht erlaubt, dass sie sich überreichlich ernähren, während dieselbe auf der anderen Seite nicht so schlecht ist, dass die Nahrung an und für sich zu gering wäre.

Eine noch genauere Kenntnis des Nahrungsbedarfes könnte man durch die gleichzeitige Untersuchung sämtlicher Exkrete gewinnen. Leider besitzen wir zur Zeit nur wenige Beobachtungen dieser Art.

Der Minimalbedarf eines erwachsenen Menschen kann auf etwa 1200 WE geschätzt werden. Bei einer 25jährigen Frau von 49.5 kg Körpergewicht, die sich während der ganzen Versuchsdauer (24 St.) in einem hysterischen Schlaf befand und keine Nahrung genoss, betrugen die Ausscheidungen 6.21 g N und 107 g C, = 38.8 Eiweiss und 113.2 Fett, was 1228 WE entspricht. Dies beträgt pro Körperkilo 24.8 WE. Die Körpertemperatur war vollständig normal.

In normalem Zustande, wo die Muskeln immer in einem viel höheren Grade als beim Schlaf thätig sind, ist der Gesamtstoffwechsel beträchtlich grösser. Die Ruheversuche von Pettenkofer und Voit ergaben (pro 24 St.) durchschnittlich beim Hunger 2303 WE und bei mittlerer Kost 2675 WE, oder pro Körperkilo 32.9, bezw. 38.2 WE. Bei acht ruhenden Männern im Alter von 19—44 Jahren betrug in Versuchen von Sondén und mir der Stoffwechsel 1853—2292 WE, oder pro Körperkilo 26.3—36.0 WE. Der Nahrungsbedarf eines normalen erwachsenen Mannes kann also bei Ruhe auf etwa 30 WE pro Körperkilo geschätzt werden.

Da das Körpergewicht eines erwachsenen Arbeiters etwa 70 kg beträgt, so wäre sein Nahrungsbedarf bei Ruhe etwa 2100, rund 2000 WE.

Wenn es nun gilt, an der Hand der vorliegenden Erfahrungen über die von Arbeitern in verschiedenen Berufsarten genossene Kost den Nahrungsbedarf eines Körperarbeiters festzustellen, ist es klar, dass diejenigen Kostmasse, bei welchen die absolute Energiezufuhr netto (= der

Energiezufuhr in der Kost minus 10 Proc., vgl. oben S. 117) geringer als 2000 WE ist, als ungenügend zu bezeichnen sind. Es giebt allerdings eine ganze Anzahl von solchen; sie können aber, nach dem schon Bemerkten, nicht zur Aufstellung eines normalen Kostmasses herbeigezogen werden, sondern stellen nur eine Kost dar, bei welcher die betreffenden Individuen freilich arbeiten müssen, die aber absolut ungenügend ist, um sie in einem befriedigenden Ernährungszustande zu erhalten.

Als Mittelwert einiger solcher Kostmasse erhalten wir 67 g Eiweiss, 28 g Fett, 377 g Kohlehydrate = 2064 WE brutto, 1858 WE netto.

Dieses Kostmass eignet sich eigentlich nur für alte, nicht mehr arbeitsfähige Individuen. Bei drei solchen haben Sondén und ich für den Stoffwechsel die folgenden Zahlen gefunden: 61—79 g Eiweiss (9.8—12.6 g N im Harn), 73—77 g Fett, 195—205 g Kohlehydrate = 1815 bis 1823 WE (netto). Voit hat für solche Menschen folgende Kost vorgeschlagen: 85 g Eiweiss, 30 g Fett und 300 g Kohlehydrate = 1868 WE brutto und 1681 WE netto. Dieses Kostmass stimmt mit den oben dargestellten nicht übel überein.

Die übrigen bisher vorliegenden Arbeiter-Kostmasse können wir zweckmässig nach der Grösse der Energiezufuhr in einige verschiedene Gruppen teilen, und zwar stelle ich für Männer die folgenden Gruppen auf:

I.	2001—2400 WE (netto)	IV.	3201—4100 WE (netto)
II.	2401—2700 „	V.	4101—5000 „
III.	2701—3200 „	VI.	über 5001 WE

Als Mittelwerte der betreffenden Gruppen finden sich

Gruppe	Eiweiss brutto; g	Fett; g	Kohlehydrate; g	WE brutto	WE netto	WE pro Körperkilo (Körpergew. = 70 kg)
I.	84	56	399	2483	2235	32
II.	88	39	512	2825	2538	36
III.	130	64	520	3257	2932	42
IV.	141	71	677	4020	3618	52
V.	167	89	774	4685	4218	60
VI.	152	139	1062	6269	5642	81

Zu der ersten Gruppe gehören Kostmasse von einem Knecht und einem Maler (Leipzig), einem Mechaniker (München), Handschuhmacher, Leinenweber und Schuhmacher (England).

Zu der zweiten Gruppe: Fabrikarbeiter in Russland, Landarbeiter bei Leipzig, in Schlesien, England, Irland und Castilien, sowie Leinenweber in Sachsen.

Die dritte Gruppe umfasst Dienstmann, Tischler, Mechaniker in München, Landarbeiter in Russland, schwedische Arbeiter, deutsche Soldaten, Bauerknecht in Bayern.

In der vierten Gruppe finden wir italienische Ziegelarbeiter, Bergleute aus Nassau, russische Fabrikarbeiter, Bauerknecht und Zimmermann in München, Landarbeiter in Wales, Schottland und Valencia.

Innerhalb der fünften Gruppe begegnen wir schwedischen Arbeitern, Erdarbeitern in Frankreich.

In der sechsten Gruppe haben wir Landarbeiter in Siebenbürgen, Frankreich, der Lombardei und Irland, sowie Holzknechte in Bayern.

Bei seinen praktischen Folgerungen betreffend die Ernährung des erwachsenen Menschen geht Voit von dem Kostmass eines mittleren Arbeiters aus. Als einen „mittleren Arbeiter" bezeichnet er einen kräftigen Mann, der auf Grund seiner Muskelmasse während 9—10 Stunden täglich eine mittlere Arbeit auszuführen vermag und dies auch thut, d. h. eine Arbeit, die schwerer als die eines Schneiders und leichter als die eines Schmiedes ist, also z. B. die Arbeit eines Maurers, Zimmermannes oder Tischlers. Und in der That entspricht die so definierte Arbeit ziemlich gut derjenigen Arbeitsgrösse, die von den meisten Körperarbeitern geleistet wird. Unter unseren Gruppen dürfte die III. dem Mittelarbeiter am nächsten kommen.

Das Kostmass für einen mittleren Arbeiter sei nach Voit

118 g Eiweiss, 56 g Fett und 500 g Kohlehydrate =
3055 WE brutto und 2749 WE netto.

Während man allgemein zugegeben hat, dass die absolute Kraftzufuhr bei diesem Kostmass dem thatsächlichen Bedarf gut entspricht, ist von verschiedenen Seiten bemerkt worden, dass die Eiweissmenge eine zu hohe ist und dass man in der Kost eines mittleren Arbeiters mit weniger Eiweiss gut auskommen kann, und z. B. Munk schlägt statt 118 g nur 110 g Eiweiss vor. Nun ist es wohl von keiner grösseren Bedeutung, ob die Kost 118 oder 110 g Eiweiss enthält. Die Kostmasse, welche wir in unserer Gruppe III zusammengeführt haben, enthalten jedoch im Mittel 130 g Eiweiss, und die Extreme sind 113 bezw. 151 g. Es ist hier nicht der Ort, die übrigen Gründe zu erörtern, welche für eine Herabsetzung der Eiweissmenge in dem normalen Kostmass herangezogen sind; ich will nur bemerken, dass dieselben lange nicht zu dem beabsichtigten Zwecke genügen. Meinerseits bin ich also vorläufig der Ansicht, dass man am richtigsten thut, in dem normalen Kostmass die Eiweissmenge nicht geringer, als sie von Voit vorgeschlagen ist, zu wählen.

Voit stellt sich vor, dass aus diesen 118 g Eiweiss etwa 105 im Darme ausgenützt werden, dass also die tägliche N-Abgabe im Harn einer Eiweissmenge von 105 g entspricht. Der Verlust betrage also nur 11 Proc. Nach den Erfahrungen, die wir über die Ausnützung einer gemischten Kost besitzen, können wir indessen nicht gut annehmen, dass bei einer zum grossen Teil aus groben vegetabilischen Nahrungsmitteln zusammengesetzten Kost der Verlust nicht grösser wäre. Bei Versuchen von Hultgren und Landergren, wo die Kost genau untersucht und der Harnstickstoff direkt bestimmt wurde, war der Verlust bei einer Kost, deren Eiweiss zu 62—78 Proc. aus animalischem Eiweiss bestand, allerdings 11—12 Proc. Bei einer anderen Versuchsreihe an Arbeitern, wo nur 31—60 Proc. des Gesamteiweisses animalisch waren, betrug aber der Verlust im Mittel 39 Proc. Wenn wir unsere obige Durchschnittszahl (75 Proc.) für die Ausnützung des Eiweisses anwenden, so entsprächen 118 g Eiweiss in der Kost nur einem Eiweissumsatz von etwa 90 g.

Seine Verteilung der N-freien Nahrungsstoffe auf Fett und Kohlehydrate motiviert Voit dadurch, dass er die Kost so billig wie irgend möglich machen will. Er nimmt daher so viel Kohlehydrate, als der Darm seiner Ansicht nach ohne besondere Schwierigkeit verdauen kann, d. h. 500 g. Die übrige Energiezufuhr kommt dann auf das Fett.

Es ist wohl nicht ganz richtig, 500 g Kohlehydrate als ein wirkliches Maximum aufzufassen — und dies thut auch Voit nicht. Der Darm kann grössere Mengen davon bewältigen — hierin liegt aber kein Grund, die Kohlehydratmenge auf Kosten des Fettes zu steigern. Denn es zeigt die Erfahrung mit aller wünschenswerten Deutlichkeit, dass der menschliche Körper in der That einen sehr ausgeprägten, wenn auch zur Zeit lange nicht aufgeklärten Bedarf an Fett hat; und die Fettmenge im Kostmass von Voit (56 g) dürfte eigentlich als die untere Grenze der Fettzufuhr in der Kost eines mittleren Arbeiters aufgefasst werden. Auch finden wir in den zu unserer Gruppe III gehörigen Kostmassen als Mittel 64 g Fett (Minimum 33 g, Maximum 95 g). Ja sogar unter den schlecht ernährten Individuen der I. Gruppe finden wir als Mittel 56 g Fett.

Wenn die zu leistende Arbeit grösser als die eines mittleren Arbeiters ist, so werden, wie die Erfahrung zeigt, sowohl Eiweiss als auch N-freie Substanzen in grösseren Mengen genossen, jedoch so, dass die Zufuhr von Eiweiss in geringerem Grade als die der N-freien Stoffe gesteigert wird. Für den Soldaten fordert Voit beim Manöver (starke Arbeit) und im Krieg (angestrengte Arbeit) bezw.

135 g Eiweiss, 80 g Fett und 500 g Kohlehydrate =
3348 WE brutto und 3013 WE netto

145 g Eiweiss, 100 g Fett und 500 g Kohlehydrate =
3575 WE brutto und 3218 WE netto.

Unsere Gruppe IV enthält im Mittel 3618 WE netto, 141 g Eiweiss, 71 g Fett und 677 g Kohlehydrate. Wir sehen, dass dieses Kostmass mit dem von Voit für angestrengte Arbeit postulierten im grossen und ganzen gut übereinstimmt.

Was endlich die Kostmasse der Gruppe V und VI betrifft, so beziehen sie sich auf Leute, deren Arbeit als sehr streng bezeichnet werden muss. Die Kostmasse VI enthalten gar zu viel Kohlehydrate. Auch von der Gruppe V ist man wohl berechtigt zu sagen, dass die Fettmenge zu gering und die Kohlehydratmenge zu gross ist.

Unsere Kenntnisse über die Kost der Frauen sind noch ausserordentlich gering. Da die Frau einen kleineren Körper als der Mann hat und auch ihre Arbeit in der Regel weniger streng als die eines männlichen Arbeiters ist, braucht sie natürlich eine geringere Kraftzufuhr als der Mann. Unter der Annahme, dass das Körpergewicht der Frau $^4/_5$ von der des Mannes beträgt und dass der Stoffwechsel in derselben Proportion bei der Frau geringer ist, erhalten wir nach Voit als Kostmass für einen weiblichen Arbeiter

94 g Eiweiss, 45 g Fett und 400 g Kohlehydrate =
2444 WE brutto und 2200 WE netto.

§ 3. Die Ernährung im jugendlichen Alter.

Dass der heranwachsende Körper verhältnismässig mehr Nahrung als der erwachsene braucht, geht ohne weiteres daraus hervor, dass er kleiner ist und dass seine Organmasse zunehmen muss. Ausserdem zeigt die Erfahrung, dass der jugendliche Körper an und für sich, unabhängig von seiner geringeren Grösse, einen lebhafteren Stoffwechsel besitzt, denn der pro Einheit der Körper-

oberfläche berechnete Stoffumsatz ist um so grösser, je jünger das Individuum ist.

Die folgende Tabelle enthält eine Anzahl Beobachtungen, welche diese Thatsache bestätigen. Diese Beobachtungen beziehen sich auf die mittlere CO_2-Abgabe bei ruhenden Individuen kurze Zeit nach der Mahlzeit.

A. Männliche Individuen.

Mittleres Alter; J	Mittleres Körpergewicht; kg	CO_2 pro Stunde; g	CO_2 pro Körperkilo u. Stunde; g	CO_2 pro Quadratmeter Körperoberfläche u. Stunde; g
$9^2/_3$	28	33	1.21	29.9
$10^1/_2$	30	33	1.11	28.2
$11^1/_2$	32	34	1.06	27.5
$12^1/_2$	34	34	1.00	26.5
14	45	45	1.00	27.6
$14^1/_2$	45	41	0.96	26.7
$15^1/_2$	51	42	0.81	23.5
17	56	45	0.81	24.2
$19^1/_2$	60	43	0.72	21.8
23	65	38	0.58	18.6
25	68	38	0.57	18.5
35	68	35	0.52	16.9
45	77	37	0.48	16.3
58	85	34	0.41	14.2

B. Weibliche Individuen.

Mittleres Alter J.	Mittleres Körpergewicht; kg	CO_2 pro Stunde; g	CO_2 pro Körperkilo; g	CO_2 pro Quadratmeter Körperoberfläche; g
8	22	25	1.13	26.6
10	27	23	0.85	20.8
11	31	26	0.85	21.8
12	36	27	0.74	20.1
13	40	28	0.70	18.5
14	44	29	0.66	18.2
15	49	27	0.56	16.0
16	50	32	0.64	18.3
$17^2/_3$	54	27	0.50	14.8
30	54	29	0.54	16.3
45	67	37	0.55	17.9
$65^3/_4$	67	26	0.39	12.6

Bei männlichen Individuen ist also die Kohlensäureabgabe im Alter zwischen 14 und 19 Jahren grösser als bei älteren und jüngeren Individuen desselben Geschlechtes. Dies stimmt mit den Erfahrungen Keys über die Wachstumserscheinungen bei den Knaben sehr gut überein. Nach diesen tritt nämlich im Wachstum der Knaben mit dem 14. Lebensjahre eine Periode ein, während welcher die Zunahme der Körperlänge und des Körpergewichtes bedeutend schneller stattfindet als während der früheren (9.—13.) Jahre. Dieser schnellere Längenzuwachs dauert vier Jahre.

Nach der CO_2-Abgabe zu urteilen, würde also ein Knabe von 9—13 Jahren fast eben soviel Nahrung als ein erwachsener Mann nötig haben, und Knaben im Alter zwischen 14 und 19 Jahren sogar noch mehr. Wir dürfen aber nicht übersehen, dass der kalorische Wert der Kohlensäure ein sehr verschiedener ist, je nachdem sie Fett, Kohlehydraten oder Eiweiss entstammt. Da jedoch die Individuen, an welchen die hier angeführten Versuche gemacht worden sind, derselben Gesellschaftsklasse angehörten und hinsichtlich ihrer Kost u. s. w. im grossen und ganzen unter denselben Verhältnissen lebten, kann mit grosser Wahrscheinlichkeit angenommen werden, dass die mittlere Zusammensetzung ihrer Kost und also auch der Anteil der verschiedenen Nahrungsstoffe bei der CO_2-Bildung ungefähr gleichartig gewesen ist.

Der Gesamtstoffwechsel zweier Knaben von 11—12 Jahren ist gleich 1801 bezw. 1831 WE gefunden, also etwa gleich gross wie der Stoffwechsel bei alten Männern.

Bei der CO_2-Abgabe bei weiblichen Individuen vermissen wir die bedeutende Steigerung, welche bei Knaben zwischen dem 14. und 19. Jahre erscheint. Bei weiblichen Individuen im Alter vom 11. Jahre an zeigen sich nur geringe, von dem Alter abhängige Differenzen: bei einem elfjährigen Mädchen ist die CO_2-Abgabe 26 g, bei einer Dame von 30 Jahren 29 g. Also dürfen wir wohl sagen, dass der Nahrungsbedarf eines Mädchens vom elften Jahre an etwa ebenso gross ist, als bei einer erwachsenen, ruhenden Frau.

Ein Vergleich der CO_2-Abgabe bei männlichen und weiblichen Individuen, die hinsichtlich ihrer Körpergrösse und ihres Alters einander gleich sind, ergiebt, dass im jugendlichen Alter die CO_2-Abgabe, auf die Einheit des Körpergewichtes oder der Körperoberfläche bezogen, bei ersteren beträchtlich grösser ist, als bei den letzteren, und zwar verhält sich die CO_2-Abgabe pro Körperkilo bei weiblichen und männlichen Individuen wie 100 : 141.

Bei Männern und Frauen, welche die Wachstumsperiode schon zurückgelegt haben, wird dieser Unterschied zwischen den beiden Geschlechtern allmählich verwischt, um endlich bei herannahendem Greisenalter ganz zu verschwinden.

Ich werde mich hier auf diese allgemeinen Gesichtspunkte bezüglich des Nahrungsbedarfes bei wachsenden Individuen beschränken. Allerdings besitzen wir eine Anzahl Angaben über die von Kindern in verschiedenem Alter genossene Kost; so wertvoll sie auch sind, so sind sie doch viel zu spärlich, um uns zu erlauben, für Kinder Kostmasse von wirklicher Bedeutung aufzustellen. Es ist eine der gegenwärtig wichtigsten Aufgaben der praktischen Ernährungslehre, diese Frage an der Hand eingehender Untersuchungen aufzuklären.

In Bezug auf den Stoffwechsel der jugendlichen Individuen haben wir noch die Frage zu erörtern, in welcher Weise der Ansatz von Organmasse erfolgt.

Bei Untersuchungen hierüber müssen wir, um den Einfluss der verschiedenen Körpergrösse zu vermeiden, den Stoffwechsel zweier gleich grosser Individuen, eines erwachsenen und eines heranwachsenden, vergleichen. Soxhlet hat den Stoffwechsel bei einem Saugkalb von 50 kg Körpergewicht mit demjenigen bei einem von Henneberg untersuchten erwachsenen

Schaf von 45.5 kg Körpergewicht zusammengestellt. Die Ergebnisse sind folgende:

	Im Futter pro 1 kg		Abgegeben pro 1 kg	Im Körper zurückgebliebener
	N; g	C; g	N; g	N; g
Saugkalb	0.784	9.8	0.204	0.580
Schaf	0.212	5.6	0.167	0.045
Schaf, gemästet	0.520	8.7		

Aus dem, was wir früher kennen gelernt haben, wissen wir, dass es beim erwachsenen Körper als Regel gilt, dass die Menge des abgegebenen Stickstoffes mit der Menge des Stickstoffes im Futter sehr nahe übereinstimmt. Beim Saugkalb ist dies aber nicht der Fall. Bei einer Zufuhr von 0.784 g N pro Körperkilo schied dieses nur 0.204 g N aus, während das erwachsene Schaf bei 0.212 g N eine N-Abgabe von 0.167 hatte.

Hieraus folgt, dass die Bedingungen für den Zerfall des Eiweisses beim heranwachsenden Körper viel ungünstiger als beim erwachsenen sind.

Dass dies zum Teil von der grösseren absoluten Zufuhr bedingt ist, kann nicht gut bezweifelt werden. Da wir aber auf der anderen Seite wissen, wie sich der erwachsene Körper auch mit den grössten Eiweissmengen binnen kurzem ins N-Gleichgewicht stellt, so können wir nicht umhin, anzunehmen, dass die Zellen des heranwachsenden Körpers eine besondere Fähigkeit besitzen müssen, das Eiweiss aus den Körperflüssigkeiten an sich zu ziehen und in lebendiges Protoplasma zu verwandeln. Näheres darüber wissen wir zur Zeit nicht.

§ 4. Die Zusammensetzung der Kost aus verschiedenen Nahrungsmitteln.

Um seinen Nahrungsbedarf zu decken, hat der Mensch eine grosse Anzahl von verschiedenen Nahrungsmitteln sowohl aus dem Tierreich als aus dem Pflanzenreich zur Verfügung. In der letzten Zeit ist die Frage, ob die natürliche Nahrung des Menschen eine gemischte oder eine rein pflanzliche sein soll, von gewissen Seiten sehr lebhaft erörtert worden.

Dass eine rein animalische Kost dem Bedarf des Menschen nicht gut entspricht, nachdem die Säuglingsperiode überschritten ist, braucht nicht ausführlich bewiesen zu werden. Teils werden in einer solchen Kost — wenn wir von der Milch und der Leber absehen — die Kohlehydrate ganz vermisst, teils übt sie auf unseren verhältnismässig langen Darm eine allzu schwache Reizung aus, wodurch die nichtresorbierten Reste der Kost und der Verdauungsflüssigkeiten viel zu lange im Darme liegen bleiben und dabei allerlei Störungen hervorrufen.

Dagegen hat es seine volle Richtigkeit, dass wir aus den vegetabilischen Nahrungsmitteln ohne Zugabe von animalischen eine vollständige Nahrung erhalten können. Denn in diesen Nahrungsmitteln finden wir sowohl Eiweiss als auch Fett und Kohlehydrate.

Die Vegetarier nehmen nun an, dass eine rein pflanzliche Kost die natürliche Nahrung des Menschen darstelle. Gegen diese Auffassung lässt sich aber vielerlei einwenden.

Das Fett kommt in grösserer Menge eigentlich allein in dem vegetabilischen Öl vor, und dieses spielt nur in den südlichen Ländern eine grössere Rolle bei unseren Speisen. Es ist daher in vielen Gegenden nicht leicht, dem Körper in einer rein vegetabilischen Kost eine genügend grosse Fettmenge zuzuführen. Um Fett zu erhalten, muss der Körper also auch animalische Nahrungsmittel zu sich nehmen.

Als Haupteinwand gegen eine rein vegetabilische Kost gilt jedoch, dass die meisten vegetabilischen Nahrungsmittel im Verhältnis zu ihrem Gehalt an Eiweiss schon an und für sich voluminöser als die animalischen Nahrungsmittel sind, sowie dass ihr Volumen bei der Zubereitung durch Wasseraufnahme in der Regel noch vergrössert wird, während die animalischen Nahrungsmittel dagegen bei der Zubereitung Wasser verlieren und also weniger voluminös werden. Endlich werden die N-haltigen Bestandteile der meisten vegetabilischen Nahrungsmittel im Darme im allgemeinen schlecht ausgenützt. Um bei rein vegetabilischer Kost eine genügende Eiweissmenge dem Körper zuzuführen, müsste man also das genossene Quantum noch mehr steigern. Auch lehrt uns die Erfahrung über die von Vegetariern strengster Observanz genossene Kost, dass sie viel weniger Eiweiss als die eines mittleren Arbeiters enthält.

Dies wird auch von mehreren Vegetariern zugegeben: sie geniessen allerdings kein Fleisch, erlauben sich aber den Genuss von Eiern, Milch und Molkereiprodukten.

Dann ist die Kost nunmehr keine rein vegetabilische, denn in denselben finden sich ja sowohl Eiweiss als Fett aus dem Tierreich. Der Käse ist ein an Eiweiss sehr reiches Nahrungsmittel, und in Butter und Milch kann der Körper alles Fett, was er braucht, bekommen.

In Bezug auf den Vegetarismus in seiner diskutablen Form handelt es sich also eigentlich nur um die Frage, ob der Mensch Fleisch geniessen soll oder nicht. Hier wie im folgenden bezeichne ich als Fleisch nicht nur die Muskeln unserer gewöhnlichen Schlachttiere, sondern auch die der übrigen Tiere, sowie die Eingeweide, die wir in unserer Speiseordnung benutzen.

Als wissenschaftlich diskutierbaren Kern der Angriffe gegen das Fleisch haben wir meines Wissens nur den schädlichen Einfluss der Ptomaine und Mikroorganismen. Niemand verneint, dass ein durch solche in nennenswertem Grade verunreinigtes Fleisch schädlich ist. Andere oder gleichartige Gifte können aber nicht nur im Fleisch, sondern auch in den Getreidepflanzen (Secale), in den Kartoffeln (Solanin) u. s. w. vorkommen. Wollen wir ganz konsequent handeln, so müssten wir ganz und gar aufhören zu essen.

Bei einer ausschliesslich physiologischen Erörterung der Frage kann ich also keinen Grund finden, warum ein gesunder Mensch auf den Gebrauch eines durch seinen Gehalt an Eiweiss und Fett, sowie durch seine mannigfache Anwendbarkeit so ausgezeichneten Nahrungsmittels, welches das Fleisch in der That ist, verzichten sollte. Damit habe ich aber nicht sagen wollen, dass man Fleisch in beliebig grossen Mengen geniessen, oder dass man einen zu grossen Teil des Nahrungsbedarfes mit Fleisch decken soll. Die Extraktivstoffe des Fleisches können bei einer allzu grossen Zufuhr möglicherweise verschiedene Störungen im Wohlbefinden des Körpers hervorrufen. Auch dürfte der Stoffwechsel sich in einem gewissen Grade abnorm und ungünstig gestalten können, wenn die Säfte des Körpers allzu reichlich mit Eiweiss überschwemmt werden. Endlich ist es auch möglich, dass das Fleisch bei gewissen krankhaften Zuständen schädlich einwirken kann und dass sich Personen finden, die an einer bestimmten Idiosynkrasie gegen dasselbe leiden.

Bekommt das Individuum also eine genügend grosse Zufuhr von Eiweiss und Fett in anderen Nahrungsmitteln, und finden sich unter diesen solche, die, wie Butter und Käse, in einem kleinen Volumen viel Eiweiss und Fett enthalten, so ist das Fleisch nicht absolut notwendig. Aus dem Gesichtspunkte der Ernährungsphysiologie hat man aber keinen Grund dafür, das Fleisch zu vermeiden.

Gegen die Behauptung, die vegetabilischen Nahrungsmittel seien unsere natürliche, d. h. ursprüngliche Kost, kann endlich auch die schwerwiegende Einwendung gemacht werden, dass die wichtigsten unter allen vegetabilischen Nahrungsstoffen, die Samen der Getreidepflanzen, nur nach einer sehr eingehenden Präparation der Einwirkung unserer Verdauungsflüssigkeiten zugänglich sind. Bis der Mensch so weit in seiner Kultur fortgeschritten war, dass er es verstand, den Boden zu kultivieren, sein Essen zu kochen, Mehl aus dem Getreide zu mahlen und Brot davon zu backen, hatte er schon lange Zeit auf der Erde gelebt. Das Fleisch erfordert aber vor dem Essen nicht notwendig eine andere Verarbeitung, als dass es in kleine Stückchen zerteilt wird. Wir hätten also eher Grund zu behaupten, der Mensch sei ursprünglich zum Fleischgenuss geboren.

Dagegen hat man bemerkt, dass die wirklich natürliche Kost des Menschen in Früchten bestehe. Es ist aber nicht gerade leicht, aus Früchten die genügende Menge von Eiweiss und Fett zu bekommen, und endlich ist es in vielen Ländern, wo doch der Mensch wohnt, gar nicht möglich, Früchte oder überhaupt vegetabilische Nahrungsmittel in einem für die Ernährung der Bevölkerung genügenden Quantum zu erhalten.

Die für den Menschen im allgemeinen zweckmässigste Kost ist also eine auf eine breite Basis gestellte, aus animalischen und vegetabilischen Nahrungsmitteln zusammengesetzte, gemischte Kost.

Nur durch diese Fähigkeit, Nahrungsmittel jeglicher Art geniessen zu können, ist es dem Menschen möglich geworden, die ganze Erde, vom Äquator bis zu den Polargegenden, zu bevölkern.

Näher auf die Zusammensetzung der Kost, deren Verteilung auf mehrere Mahlzeiten, u. s. w. einzugehen, ist hier nicht möglich, sondern muss ich in dieser Hinsicht auf die Lehrbücher der Hygiene hinweisen.

Litteratur. C. Voit, Physiologie des allgemeinen Stoffwechsels und der Ernährung (Hermanns Handbuch d. Physiologie VI, 1). Leipzig 1881. — I. Munk und J. Uffelmann, Die Ernährung des gesunden und kranken Menschen. Dritte Auflage. Wien und Leipzig 1896.

FÜNFTES KAPITEL.

Das Blut.

Das Blut ist die gemeinsame Nahrungsflüssigkeit des Körpers. Mit dem Blute, welches im Gefässsystem ununterbrochen vom Herzen herumgetrieben wird, werden allen Teilen des Körpers alle diejenigen Stoffe zugeführt, welche diese für ihren Zuwachs und Unterhalt, sowie für die in ihnen stattfindende Verbrennung nötig haben. Ausserdem entfernt das Blut von allen Teilen des Körpers den grössten Teil der bei dem Lebensprozesse gebildeten Zersetzungsprodukte und wird seinerseits während seiner Strömung durch die Exkretionsorgane von denselben befreit.

Das Blut ist eine rote, undurchsichtige Flüssigkeit, die etwas schwerer als das Wasser ist (sp. Gew. beim Manne 1.057 — 1.066, bei der Frau 1.053—1.061). Es hat einen salzigen Geschmack, eine schwach alkalische Reaktion (die Alkalicität entspricht einer 0.2—0.4 procentigen Sodalösung) und einen eigentümlich faden Geruch.

Bei mikroskopischer Untersuchung des Blutes findet man, dass es aus einer Flüssigkeit, dem Plasma, besteht, in welcher geformte Bestandteile in grosser Anzahl aufgeschwemmt sind. Diese Bestandteile, welche die Undurchsichtigkeit des Blutes verursachen, sind 1) die roten Blutkörperchen, denen das Blut seine rote Farbe verdankt, 2) die farblosen Blutkörperchen und 3) die Blutplättchen.

Wenige (beim Menschen etwa 3—12) Minuten, nachdem das Blut aus einem geöffneten Blutgefäss ausgeflossen ist, erstarrt es zu einer gallertartigen Masse, was, wie später etwas näher erörtert werden wird, davon kommt, dass ein im Plasma vorhandener Eiweisskörper in fester Form als Faserstoff oder Fibrin ausgeschieden wird (gerinnt). Das geronnene Fibrin bildet eine faserige Masse, welche, obgleich sie nur etwa 0.2—1.0 Proc. des Blutes beträgt, die ganze Blutmenge durchzieht und in ihren Maschen einschliesst. Allmählich schrumpft das Fibrin: infolge dessen wird eine schwach gelbliche Flüssigkeit aus der gallertartigen Masse herausgepresst; die Menge dieser Flüssigkeit, die Serum heisst, nimmt immer mehr zu, und endlich bleibt vom grossen Gerinnsel ein weniger umfangreicher Rückstand, der Blut-

kuchen, zurück, der aus dem Fibrin, nebst den von diesem eingeschlossenen Blutkörperchen und dem in deren Zwischenräumen noch befindlichen Serum besteht. Das Blutplasma besteht also aus Fibrin und Serum.

Das Fibrin kann auch dadurch ausgeschieden werden, dass das ausfliessende Blut mit einem Stabe oder dergl. geschlagen wird. Nach dieser Operation bleibt das Blut flüssig: das Fibrin ist aber in Form eines weissen Fadenfilzes auf dem Stab geblieben.

§ 1. Die Blutmenge des Körpers.

Die Methode, nach welcher die Blutmenge bestimmt wird, ist in ihren Hauptzügen folgende (Welcker).

Man nimmt zuerst eine normale Blutprobe (b); danach lässt man das Tier verbluten und spült dessen Gefässsystem mit Wasser aus, bis dieses klar und ungefärbt heraustritt. Das bei der Verblutung erhaltene Blut wird zu dem Spülwasser hinzugefügt; die ganze Menge des bei der Verblutung erhaltenen Blutes + der benutzten Spülflüssigkeit bezeichnen wir mit w. Nun wird die normale Blutprobe b durch Zusatz von Wasser (v) auf dieselbe Farbekraft wie eine Probe von w gebracht. Dann muss natürlich, wenn y die thatsächliche Blutmenge des Körpers bezeichnet, nachdem die Normalprobe genommen worden ist, folgende Relation stattfinden:

$$b : b + v = y : w$$

$$y = \frac{b}{b + v} \cdot w$$

Die ganze Blutmenge des Körpers ist also:

$$b + y = b + \frac{b}{b + v} \cdot w$$

Die in dieser Weise bestimmte Blutmenge beträgt beim Hunde etwa 7—9 Proc., beim Kaninchen etwa 5—9 Proc. des Körpergewichtes (beim letzteren nach Abzug des Darminhaltes). Beim Menschen hat Bischoff an den Leichen zweier hingerichteter Verbrecher die Blutmenge gleich 7.1 bis 7.7 Proc. des Körpergewichtes gefunden.

§ 2. Die geformten Blutbestandteile.

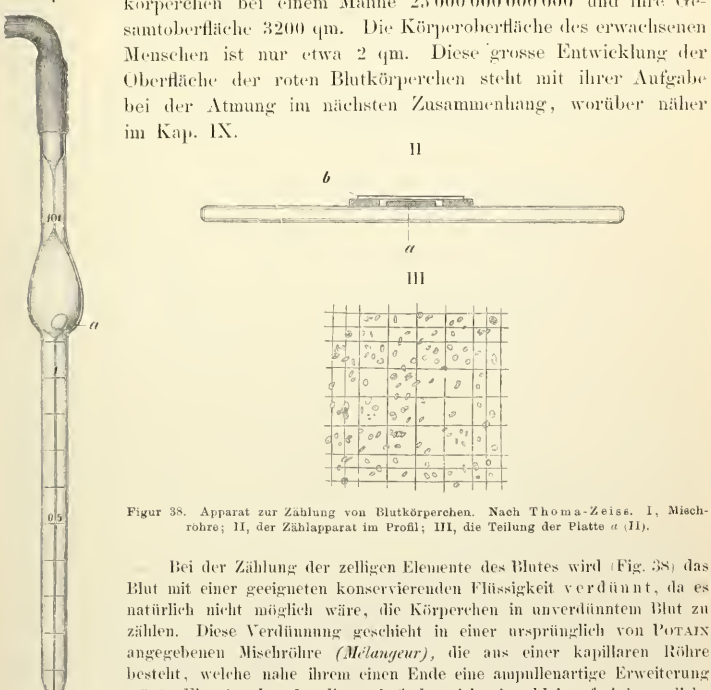
a. Die roten Blutkörperchen.

Bei den meisten Säugetieren sind die roten Blutkörperchen dünne, platte, runde, in der Mitte leicht ausgehöhlte und am Rande dickere, weiche, dehnbare und sehr elastische Scheiben. Ihre Farbe ist, wenn sie bei durchfallendem Licht in dünner Schicht beobachtet werden, gelbgrün, in dickerer Schicht rot. Bei den Vögeln, Reptilien, Amphibien und den meisten Fischen, sowie bei den Kameeltieren sind die roten Blutkörperchen oval. Die Blutkörperchen der kaltblütigen Tiere, sowie die der Vögel besitzen einen Kern, der bei denjenigen der Säugetiere vermisst wird.

Der Durchmesser der roten Blutkörperchen ist beim Menschen etwa 0.007—0.008 und ihre Dicke etwa 0.0016 mm. Das Volumen eines Blut-

körperchens beträgt nach Welcker 0.000000072 cbmm und die Oberfläche 0.000128 qmm.

1 cbmm Blut enthält beim Manne etwa 5 000 000 und bei der Frau etwa 4 500 000 rote Blutkörperchen. Die Gesamtoberfläche der roten Blutkörperchen in 1 cbmm Blut beträgt also beim Manne 640 und bei der Frau 576 qmm. Da die Blutmenge des Menschen etwa 7 Proc. des Körpergewichtes ist und also bei einem Körpergewicht von 70 kg = 4.9 kg (= rund 5 l) beträgt, so ist die totale Menge der roten Blutkörperchen bei einem Manne 25 000 000 000 000 und ihre Gesamtoberfläche 3200 qm. Die Körperoberfläche des erwachsenen Menschen ist nur etwa 2 qm. Diese grosse Entwicklung der Oberfläche der roten Blutkörperchen steht mit ihrer Aufgabe bei der Atmung im nächsten Zusammenhang, worüber näher im Kap. IX.



Figur 38. Apparat zur Zählung von Blutkörperchen. Nach Thoma-Zeiss. I, Mischröhre; II, der Zählapparat im Profil; III, die Teilung der Platte *a* (II).

Bei der Zählung der zelligen Elemente des Blutes wird (Fig. 38) das Blut mit einer geeigneten konservierenden Flüssigkeit verdünnt, da es natürlich nicht möglich wäre, die Körperchen in unverdünntem Blut zu zählen. Diese Verdünnung geschieht in einer ursprünglich von Potain angegebenen Mischröhre *(Mélangeur)*, die aus einer kapillaren Röhre besteht, welche nahe ihrem einen Ende eine ampullenartige Erweiterung trägt (Fig. 38, I). In dieser befindet sich eine kleine frei bewegliche Glaskugel (*a*). In die kapillare Röhre wird das Blut bis zu einem bestimmten Teilstrich angesaugt und dann der ganze Binnenraum bis zum Teilstrich 101 mit der Verdünnungsflüssigkeit durch Ansaugen gefüllt. Darauf verschliesst man die Spitze der Kapillarröhre durch einen aufgesetzten Finger und schüttelt sorgfältig um. Schliesslich verdrängt man wieder die Flüssigkeit, die sich noch in der Kapillarröhre befindet und nicht in die Mischung aufgenommen wurde.

Im Mischgefäss hat man nun eine Blutmischung in der geeigneten Verdünnung (1 : 100 oder 1 : 200), und es gilt, ein genau abgemessenes Quantum von derselben zur Zählung aufzuheben. Auf die Mitte eines vollständig eben geschliffenen Objektträgers (Fig. 38, II) ist eine dünne Glasplatte aufgekittet, welche in ihrer Mitte einen kreisförmigen Ausschnitt von 11 mm Durchmesser besitzt. In der Mitte dieser Kammer ist

auf den Objektträger eine kleine dünne Glasplatte (*a*) von etwa 5 mm Durchmesser aufgekittet, welche auf ihrer freien Fläche eine Gitterteilung (1 qmm in 400 quadratische, gleich grosse Felder) trägt (Fig. 38, III). Die freie Fläche der kreisförmig durchbohrten Glasplatte, welche die Kammerwand bildet, ist parallel zur Oberfläche des Objektträgers soweit abgeschliffen, dass die Wand genau 0.1 mm höher ist als das centrale kleine Glasplättchen, welches die Felderteilung trägt. Auf das Glasplättchen wird nun ein Tropfen der Blutmischung gebracht und das Präparat mit einem plan geschliffenen Deckgläschen bedeckt (Fig. 38, II, *b*). Die Zählkammer bildet jetzt einen Raum von 0.1 mm Tiefe, und jedes Feld der Teilung der Bodenplatte entspricht also einem Volumen von 0.00025 cbmm. Wenn die Blutverdünnung im Verhältnis 1 : 200 gemacht worden ist und man in n Feldern y Blutkörperchen gezählt hat, so ist die Anzahl z der Blutkörperchen in 1 cbmm $= \frac{200 \times y}{n \times 0.00025}$. Wenn $n = 150$ und $y = 1215$ ist, so ist $z = 6.480000$.

Betreffend die Technik der Blutkörperchenzählung verweise ich auf die Lehrbücher der klinischen Untersuchungsmethoden. Ich bemerke nur, dass der wahrscheinliche Fehler bei der Zählung um so grösser ist, je geringer die Zahl der gezählten Körperchen. Wenn nur 335 Körperchen gezählt werden, beträgt der Fehler einer vollständigen Zählung 5.6 Proc., sinkt aber beim Zählen von 1325 Körperchen auf 3.3 und beim Zählen von 2665 auf 3.1 Proc. herab (Reinert).

Übrigens schwankt die Zahl der roten Blutkörperchen in 1 cbmm Blut auch unter normalen Verhältnissen nicht unerheblich. Während der ersten Lebenstage hat sie ein Maximum und nimmt dann allmählich ab. — Die Einwirkung der Nahrungsaufnahme wird von verschiedenen Autoren in verschiedener Weise angegeben; einige haben einen Anstieg, andere im Gegenteil eine Abnahme der roten Blutkörperchen nach einer Mahlzeit beobachtet. — Dagegen stimmen die Erfahrungen darin überein, dass vollständige oder bedeutende Nahrungsabstinenz in der Regel keine Verminderung in der Zahl der roten Blutkörperchen hervorruft. — Verminderung des Luftdruckes, z. B. bei Aufenthalt auf hohen Bergen, steigert die Zahl der roten Blutkörperchen sehr erheblich. Diese Steigerung ist nicht von einer excessiv grossen Wasserabgabe vom Körper bedingt, denn man hat sie bei Tierversuchen auch dann nachweisen können, wo jede verstärkte Wasserverdunstung absolut ausgeschlossen war. Man hat diese Steigerung mit einer durch den niedrigen Luftdruck bewirkten, unvollkommenen Sauerstoffsättigung des Blutes in Zusammenhang bringen wollen, indem die grössere Zahl der Blutkörperchen die Erniedrigung des Luftdruckes kompensieren sollte. Diese Erklärung genügt aber nicht, denn die betreffende Steigerung tritt auch dann ein, wenn die Erniedrigung des Luftdruckes lange nicht so stark ist, dass daraus irgend welche Schwierigkeiten bei der O-Aufnahme entstehen sollten.

Betreffend die besprochenen und andere, unter normalen Verhältnissen stattfindende Variationen in der Zahl der roten Blutkörperchen muss bemerkt werden, dass die unmittelbare Beobachtung nur Aufschlüsse über die relative Menge der Blutkörperchen ergiebt und an und für sich gar nichts darüber sagt, wie sich ihre Gesamtzahl verändert hat. Durch Zufuhr von Wasser zum Blute kann z. B. die Zahl der Blutkörperchen in 1 cbmm Blut abnehmen ohne gleichzeitige Abnahme ihrer Gesamtzahl u. s. w. Endlich ist auch nicht zu vergessen, dass die roten Blutkörperchen unter verschiedenen Einwirkungen auf verschiedene Gefässgebiete in einer verschiedenen relativen Menge verteilt werden können — kurz die richtige Würdigung der Blutkörperchenzählungen ist nicht selten mit sehr erheblichen Schwierigkeiten verbunden.

Das spezifische Gewicht der roten Blutkörperchen (1.088—1.105) ist grösser als das des Plasmas oder des Serums. Daher sinken sie allmählich auf den Boden des Gefässes, in welchem das Blut aufgefangen wird, vorausgesetzt dass wir es mit geschlagenem Blut oder mit Blut, dessen

Gerinnung künstlich aufgehoben oder verzögert ist (vgl. unten), zu thun haben. Da die Trennung der Blutkörperchen vom Plasma bezw. Serum unter Anwendung der Centrifuge beträchtlich schneller als beim blossen Stehen geschieht, wird dieser Apparat bei Blutuntersuchungen vielfach benutzt.

Das Gewicht der Blutkörperchen in 100 Teilen Blut wird nach Hoppe-Seyler in folgender Weise erhalten. Sowohl im Gesamtblut als im Plasma bezw. Serum wird der Gehalt an einem Bestandteil ermittelt, der nur in der Blutflüssigkeit vorkommt. Ist derselbe im Gesamtblut a Proc., in der Flüssigkeit b Proc., und bezeichnet y die Menge der Flüssigkeit in 100 Teilen Blut, so ist das Gewicht dieser Substanz in 100 Teilen Blut $y \cdot \frac{b}{100} = a$, und also $y = \frac{100\ a}{b}$. Das Gewicht der Blutkörperchen in 100 Teilen Blut ist demnach: $100 - \frac{100\ a}{b}$.

A. Schmidt hat folgendes Verfahren eingeschlagen. Er bestimmt 1) den procentischen Trockenrückstand des Blutes T, 2) den procentischen Trockenrückstand des dazu gehörigen Serums t, 3) den Trockenrückstand der roten Blutkörperchen, bezogen auf 100 g Blut, r. Der Trockenrückstand des Serums, bezogen auf 100 g Blut, ist dann $T-r$, die entsprechende Serummenge $\frac{100 \times (T-r)}{t}$, sowie das Gewicht der Blutkörperchen in 100 Teilen Blut: $100 - \frac{100 \times (T-r)}{t}$.

Nach der zuletzt erwähnten Methode hat man für das Gewicht der Blutkörperchen in 100 g defibrinierten Blutes beim Mann 48 (Mittel aus 9 Beobachtungen) und bei der Frau 35 (Mittel aus 11 Beobachtungen) g erhalten.

Die Blutkörperchen verdanken ihre rote Farbe dem Farbstoff Hämoglobin, dessen chemische Eigenschaften zuerst von Hoppe-Seyler näher untersucht worden sind. Man kann diesen Farbstoff aus den Blutkörperchen durch Verdünnung mit Wasser, durch wiederholtes Frieren und Wiederauftauen des Blutes, durch Zusatz von Aether, Chloroform oder Galle zum Blut u. s. w. auslaugen. Das Hämoglobin verbindet sich mit dem Sauerstoff zu einer vom Partiardrucke des Sauerstoffes abhängigen Verbindung, dem Oxyhämoglobin. Hauptsächlich in dieser Form kommt das Hämoglobin im arteriellen Blute vor; im venösen findet sich sowohl Hämoglobin als Oxyhämoglobin; im Erstickungsblut nur das Hämoglobin.

Nach Hoppe-Seyler ist das Hämoglobin, bezw. Oxyhämoglobin in den roten Blutkörperchen nicht als solches, sondern als eine Verbindung mit einer anderen Substanz, wahrscheinlich Lecithin, vorhanden. Diese Verbindung heisst Arterin bezw. Phlebin, je nachdem Oxyhämoglobin oder Hämoglobin in denselben vorkommt.

Nachdem der Farbstoff aus den roten Blutkörperchen herausgelöst ist, bleibt eine farblose Masse, das Stroma, zurück. Dieses besteht aus Lecithin, Cholesterin, Eiweissstoffen und Mineralstoffen, vorwiegend Kalium, Phosphorsäure und Chlor; in den roten Blutkörperchen vom Menschen ist auch Natrium nachgewiesen worden.

Die Trockensubstanz der roten Blutkörperchen besteht zum weitaus grössten Teil (87—95 Proc.) aus Hämoglobin; das Stroma der Blutkörperchen beträgt

also nur 13—15 Proc. Im gesamten Blut findet sich beim Mann etwa 13.8, bei der Frau etwa 12.6 Proc. Hämoglobin.

Das Oxyhämoglobin krystallisiert aus seiner Lösung mehr oder weniger leicht. Die Krystalle (Fig. 39) sind blutrot, durchsichtig und gehören, welche spezielle Form sie auch haben mögen, zum rhombischen Systeme (Lang). Nur das Hämoglobin des Eichhörnchenblutes (Fig. 39, *c*) krystallisiert in sechsseitigen Tafeln des hexagonalen Systemes.

Das Hämoglobin unterscheidet sich von dem Oxyhämoglobin hauptsächlich dadurch, dass es leichter löslich ist und schwieriger krystallisiert, obgleich alle beide in der Regel isomorph sind; die Krystalle ebenso wie die Wasserlösung des Hämoglobins sind dunkler, mehr violett oder purpurfarbig als die Krystalle bezw. Lösung des Oxyhämoglobins. In dünner Schicht ist eine Hämoglobinlösung grünlich, in dickerer rot; die Oxyhämoglobinlösungen sind immer rot, welche Dicke sie auch haben mögen. Endlich zeigen die beiden Farbstoffe in ihren Absorptionsspektren sehr bemerkenswerte Unterschiede, wie aus den Figuren 40 und 41 ersichtlich ist. Wenn die Lösung nicht zu koncentriert ist, zeigt das Absorptionsspektrum des Oxyhämoglobins zwei Streifen α, β zwischen den Linien *D* und *E*. Bei schwächerer Lösung verschwindet zuerst der Streifen β; je koncentrierter aber die Lösung ist, um so breiter werden die Streifen, bis sie endlich zusammenschmelzen, wobei gleichzeitig die blauen und violetten Teile des Spektrums immer mehr verdunkelt werden. Dem gegenüber zeigt das Absorptionsspektrum des Hämoglobins einen einzigen breiten Streifen zwischen *D* und *E*, jedoch näher an der Linie *D*.

Figur 39. Blutkrystalle, nach Funke. *a*, aus dem Blute des Menschen; *b*, aus dem Blute des Meerschweinchens; *c*, aus dem Blute des Eichhörnchens.

Es findet sich auch eine Verbindung des Hämoglobins, die weniger Sauerstoff als das Oxyhämoglobin enthält, aber doch nicht wie das Hämoglobin vollständig reduciert ist. Diese Verbindung, das Pseudohämoglobin, hat dasselbe Absorptionsspektrum als das Hämoglobin (Siegfried).

Aus den analytischen Daten hat Hüfner für das Hämoglobin des Hundeblutes folgende Formel berechnet: $C_{636}H_{1025}N_{161}FeS_3O_{181}$ (Molekulargewicht = 14129).

Bei verschiedenen Tieren hat das Hämoglobin eine etwas verschiedene Zusammensetzung; für das Hämoglobin vom Hund, Pferd, Schwein, Meerschweinchen und Eichhörnchen haben verschiedene Autoren die folgende procentische Zusammensetzung gefunden: C 51.2—54.9 Proc., H 6.8—7.4 Proc., N 16.1—17.9 Proc., S 0.39—0.66 Proc., Fe 0.34—0.59 Proc., O 19.6—23.4 Proc.

Im Oxyhämoglobin kommt auf je 1 Molekül Hämoglobin 1 Molekül Sauerstoff, d. h. auf 1 Atom Eisen 2 Atome Sauerstoff. Wie die Sauerstoffaufnahme des Hämoglobins vom Partiardruck abhängt, soll in Kap. IX näher erörtert werden.

Das Hämoglobin ist ein Proteïd, in welchem Eiweiss mit einem eisenhaltigen Farbstoff, dem Hämochromogen (Hoppe-Seyler) gepaart ist. — 100 Teile Hämoglobin bestehen aus 96 Teilen Eiweiss und 4 Teilen des Farbstoffes. Dieser wird bei der Spaltung des Hämoglobins gebildet und

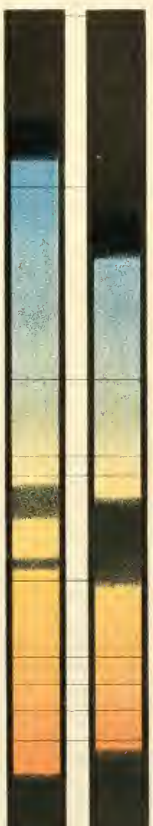
geht seinerseits bei Gegenwart von Sauerstoff in Hämatin über, dessen Zusammensetzung nach Nencki der Formel $C_{32}H_{32}N_4FeO_4$ entspricht.

Das Anhydrid dieser Substanz $C_{32}H_{30}N_4FeO_3$ ist in Verbindung mit HCl als Hämin bekannt (Fig. 42).

Durch Schwefelsäure wird das Hämatin unter Abgabe von Eisen und Aufnahme von Wasser in einen eisenfreien Farbstoff, das Hämatoporphyrin, $C_{16}H_{18}N_2O_3$, umgewandelt.

Unter sonstigen Umwandlungsprodukten des Blutfarbstoffes erwähnen wir noch das Methämoglobin, welches nach den meisten Autoren dieselbe Menge Sauerstoff als das Oxyhämoglobin, aber fester gebunden, enthält; das Kohlenoxydhämoglobin, eine dem Oxyhämoglobin entsprechende aber beständigere Verbindung von Kohlenoxyd mit Hämoglobin; das Kohlensäurehämoglobin, das Stickoxydhämoglobin, das in alten Blutextravasaten vorkommende Hämatoïdin.

Die roten Blutkörperchen gehen im Körper unaufhörlich in grosser Anzahl zu Grunde, und zwar scheint dieser Zerfall vor allem in der Leber stattzufinden. Sie werden daher ebenso unaufhörlich neugebildet. Im embryonalen Leben spielen hierbei die Leber und die Milz eine hervorragende Rolle. Beim Erwachsenen wird von den meisten Autoren angenommen, dass rote Blutkörperchen nur in dem roten Knochenmark neugebildet werden. Diese Neubildung findet durch die sogen. Hämatoblasten statt. Über ihre Einzelheiten vgl. die Handbücher der Histologie.



Figur 40. Absorptionsspektrum einer 0,09procentigen Oxyhämoglobinlösung, nach Preyer.
Figur 41. Absorptionsspektrum einer etwa 0,2procentigen Hämoglobinlösung, nach Preyer.

Figur 40. Figur 41.

b. Die farblosen Blutkörperchen.

Diese sind farblose kernhaltige Zellen, welche, wie schon erwähnt, ganz wie die frei lebenden Amöben durch Entsenden von Scheinfüssen selbständig von einem Ort zum anderen wandeln können. Gerade wegen dieser Eigenschaft spielen sie aller Wahrscheinlichkeit nach bei vielerlei Prozessen im Körper eine sehr wichtige Rolle, die uns jedoch zur Zeit noch lange nicht in genügendem Masse bekannt ist. Ihre Thätigkeit ist vom Nervensystem ganz unabhängig und wird, zum grossen Teil wenigstens, durch die chemotropischen Einwirkungen geregelt (vgl. S. 54). Ihre Aufgabe ist, so wie die Erfahrung sie bis jetzt festgestellt hat, den Transport verschiedener Substanzen innerhalb des Körpers zu besorgen und fremde Körper zu zerstören oder auszutreiben.

Die Zahl der farblosen Blutkörperchen zeigt unter normalen Verhältnissen nicht unerhebliche Schwankungen, welche zum Teil wenigstens davon bedingt sind, dass sie in geringerer oder grösserer Menge in die Blutbahn eintreten oder dieselbe verlassen. Durchschnittlich beträgt ihre Zahl 8000—9000 pro cbmm, d. h. auf ein farbloses Blutkörperchen kommen 500 – 600 rote.

Die farblosen Blutkörperchen werden im extrauterinen Leben hauptsächlich in den Lymphdrüsen gebildet; aus diesen treten mononucleäre Zellen aus (Lymphocyten), welche sich dann in der Blutbahn in mehrkernige Zellen verwandeln. Übrigens zeigen diese verschiedene Formen und werden nach ihrem Aussehen und ihrer Färbbarkeit in mehrere Gruppen geteilt (vgl. in dieser Hinsicht die histologischen Lehrbücher).

c. Die Blutplättchen.

Von Hayem (1877) entdeckt und von Bizzozero und Laker im strömenden Blute nachgewiesen, stellen die Blutplättchen kuglige bis ellipsoide Gestalten dar, welche Ausläufer von verschiedener Zahl und Länge nach allen Seiten entsenden, die aus derselben mattglänzenden Substanz wie der Leib bestehen. Die meisten Autoren fassen sie als präformierte Gebilde auf, während andere sie als Zerfallsprodukte der Blutkörperchen ansehen. Ihre Grösse variiert zwischen 0.0005 und 0.0055 mm. Hinsichtlich ihrer chemischen Zusammensetzung ist besonders hervorzuheben, dass sie einen mit Eiweiss gepaarten Nukleinkörper enthalten. Betreffend ihre physiologische Aufgabe wird von einigen Autoren angenommen, dass sie bei der Gerinnung des Blutes eine wesentliche Rolle spielen. Über ihre Herkunft können wir vorläufig nur Vermutungen aussprechen.

§ 3. Das Blutplasma.

Wie schon erwähnt, gerinnt das Blut wenige Minuten, nachdem es den Körper verlassen hat, und bevor noch eine Trennung des Plasmas von den Blutkörperchen hat stattfinden können. Man kann jedoch den Eintritt der Gerinnung verzögern, wenn man das Blut bis gegen 0° C. abkühlt. Wegen ihrer Schwere senken sich dann die Blutkörperchen, und es gelingt besonders gut beim Pferdeblut, hierdurch ein von Blutkörperchen freies Plasma zur Untersuchung zu bekommen.

Die meisten Untersuchungen über die Blutflüssigkeit beziehen sich indessen auf das Serum, welches sich vom Plasma vor allem dadurch unterscheidet, dass es kein Fibrinogen und weniger Aschenbestandteile enthält, weil das Fibrin bei seiner Gerinnung etwas von diesen mechanisch mitreisst oder chemisch bindet.

a. Die chemische Zusammensetzung des Plasmas.

Das Plasma bezw. Serum ist eine klare, schwach gelbe, alkalische Flüssigkeit von etwa 1.028 spezifischem Gewicht. Das Serum ist stärker alkalisch als das Plasma.

Das Plasma enthält nebst Wasser vor allem Eiweissstoffe verschiedener Art (Fibrinogen, Serumalbumin, Serumglobulin) sowie mineralische Bestandteile. Letztere bedingen die osmotische Spannung des Plasmas, welche beim Menschenblut etwa derjenigen einer 0.9 procentigen Na Cl-Lösung isotonisch ist (Hamburger, Hedin, u. a.).

Die mineralischen Stoffe im Serum unterscheiden sich wesentlich von denjenigen in den Blutkörperchen, und zwar finden sich im Serum vorzugsweise Natriumsalze, in den Blutkörperchen dagegen Kaliumsalze. Unter den Natriumverbindungen kommt das Kochsalz in der grössten Menge vor (etwa 0.6 Procent). Weitere Angaben enthält die folgende Tabelle:

Auf 1000 Teile Serum.

	Menschenblut (C. Schmidt)	Schweineblut (Bunge)	Rinderblut (Bunge)
K_2O	0.387—0.401	0.273	0.254
Na_2O	4.290	4.272	4.351
Cl	3.565—3.659	3.611	3.717
CaO	0.155	0.136	0.126
MgO	0.101	0.038	0.045

Schwefel und Phosphor sind hier ausgeschlossen, weil beim Einäschern durch Verbrennung von Lecithin und Eiweiss Phosphor- und Schwefelsäure entstehen, wodurch für den Gehalt des Serums an anorganischem Phosphor und Schwefel zu hohe Werte erhalten werden.

Ausserdem hat man im Serum verschiedene andere organische Substanzen gefunden. In Summa betragen die mineralischen Stoffe im Serum des Menschenblutes etwa 8.5 pro Mille.

Figur 42. Häminkrystalle, nach Preyer.

Die organischen Substanzen im Serum betragen etwa 10mal soviel, nämlich 77 bis 90 pro Mille. Unter diesen finden sich ausser den schon genannten Eiweisssubstanzen, welche den bei weitem grössten Teil (etwa $^9/_{10}$) dieser Substanzen ausmachen, Nahrungsstoffe, wie Fette und Kohlehydrate (Zucker), ferner Substanzen, welche bei der Thätigkeit der Gewebe gebildet werden und entweder vom Körper abzugebende Zersetzungsprodukte darstellen, wie Harnstoff, Harnsäure, Kreatin, Karbaminsäure, Paramilchsäure, Hippursäure u. s. w., oder auch für die Leistungen verschiedener Organe von massgebender Bedeutung sind (innere Sekrete, vgl. Kap. XI), kurz alles, was die Gewebe für ihre Thätigkeit nötig haben und die meisten der bei dieser Thätigkeit entstandenen Produkte.

Diese Substanzen kommen (immer mit Ausnahme der Eiweisskörper) in sehr geringen Mengen im Blute vor. Beim nüchternen Tier findet sich im Serum 1—7‰ Fett, während der Verdauung steigt der Fettgehalt viel höher; der Zuckergehalt des Serums beträgt in gesundem Zustande etwa 1—1.5‰, kann aber bei sehr reichlicher Zugabe von Kohlehydraten auf 3‰ und höher ansteigen; das Maximum des Harnstoffgehaltes ist etwa 1‰ u. s. w. Diese geringen Mengen erscheinen beim ersten Anblick befremdend; sie werden aber begreiflich, wenn wir bedenken, dass sich das Blut in einer ununterbrochenen Bewegung befindet und seine Abgaben von Fett und Kohlehydraten an die Gewebe aus den grossen Vorräten des Körpers immer wieder aufs neue ersetzt. In

derselben Weise nimmt es die Zersetzungsprodukte von den Geweben auf und giebt sie in den Exkretionsorganen unaufhörlich ab, so dass es unter normalen Verhältnissen immer nur eine sehr geringe Menge von diesen enthält.

Das Serum besitzt endlich gewisse Substanzen, welche die Fähigkeit haben, Bakterien und überhaupt fremde Zellen zu töten. Diese Fähigkeit ist bei verschiedenen Tierarten eine verschiedene. So übt z. B. das Serum des Menschenblutes auf die Typhoid- und Cholerabakterien eine kräftige Wirkung aus, während es auf die eiterbildenden Staphylococcen schwächer und auf die Streptococcen, die Diphtherie- und Milzbrandbacillen gar nicht einwirkt. Auf der anderen Seite tötet das Serum des Kaninchenblutes sowohl die Bakterien des Milzbrandes als die der Typhoidfieber, ist aber für die eiterbildenden Staphylococcen unschädlich, u. s. w. Man stellt sich vielfach vor, dass die betreffenden Substanzen sehr labile Eiweissstoffe sind, welche Leukocyten, vielleicht auch anderen Zellen des Tierkörpers entstammen und dadurch charakterisiert sind, dass sie Zellarten, die dem betreffenden Organismus fremd sind, zerstören und töten können. Sie haben also als Schutzmittel des Körpers gegen Bakterieninfektionen eine sehr grosse Bedeutung und werden daher von Buchner Alexine (von *ἀλέξειν*, „Abwehrstoffe") genannt.

Man weiss schon längst, dass viele Krankheiten, nachdem sie überstanden sind, dem Individuum als Nachwirkung Immunität, Unempfänglichkeit, gegen die betreffende Krankheit hinterlassen. Es hat sich nun gezeigt (Behring und Kitasato 1890), dass das Blut bezw. das Serum eines Individuums, das in dieser Weise gegen eine Infektionskrankheit immun ist, die Eigenschaft hat, die Immunität auf ein anderes für die betreffende Krankheit empfängliches Individuum zu übertragen, wenn es in genügender Menge an diesem injiciert wird. Das Blut bezw. Serum erhält also als Nachwirkung der überstandenen Krankheit neue Eigenschaften, die es vorher nicht besass. Auch in diesem Falle stellt man sich vor, dass diese von eiweisshaltigen Substanzen abhängen, die unter der Einwirkung der Krankheitserreger im Körper gebildet und dem Blute abgegeben werden. Näher auf die ausserordentlich wichtigen Fragen, die sich an diese Thatsachen knüpfen, einzugehen, ist hier nicht möglich, sondern muss ich in dieser Hinsicht auf die Handbücher der Bakteriologie hinweisen.

Da die chemischen Vorgänge in den verschiedenen Organen des Körpers in vielen Beziehungen sehr verschieden sind, muss das in die Venen zurückströmende Blut eine mehr oder weniger verschiedene Beschaffenheit haben, je nachdem es aus dem einen oder anderen Organ stammt. Die Analyse dieser verschiedenen Blutarten wird also geeignet sein, einmal sehr wertvolle Aufschlüsse über die in den betreffenden Organen stattfindenden chemischen Umsetzungen zu geben. Bis jetzt sind aber unsere hierher gehörigen Kenntnisse äusserst dürftig; dieselben können hier nicht näher besprochen werden.

Das aus den verschiedenen Körperteilen stammende Blut sammelt sich endlich in den beiden Hohlvenen und wird von diesen in das rechte Herz

entleert, wo die verschiedenen, in den Venen noch nicht vollständig gemischten Blutarten miteinander gemischt werden, so dass das aus der linken Kammer nach allen Teilen des Körpers hinströmende Blut in der That eine ganz homogene Mischung darstellt.

b. Die Gerinnung des Blutes.

Wenn Blut aus einer geöffneten Arterie in einer gesättigten Magnesiumsulphatlösung aufgefangen wird, so kann es Tage lang aufbewahrt werden, ohne zu gerinnen. Man kann durch Filtrieren oder Centrifugieren oder Stehenlassen die Blutkörperchen aus diesem Blute entfernen und bekommt in dieser Weise eine Flüssigkeit, die als Salzplasma bezeichnet wird (Alexander Schmidt).

Aus dem Salzplasma erhält man durch Ausfällung mit dem gleichen Volumen einer gesättigten NaCl-Lösung einen Eiweisskörper, das Fibrinogen, welches durch verschiedene Prozesse weiter gereinigt werden kann. Das Fibrinogen ist in verdünnter Kochsalzlösung löslich, und seine Lösung hält sich bei Zimmertemperatur bis zur beginnenden Fäulnis, ohne eine Spur von Gerinnung zu zeigen. Wird aber zu einer solchen Lösung etwas Blut oder Blutserum hinzugefügt, so tritt mehr oder weniger rasch eine Fibrinbildung ein. Dieselbe Wirkung übt auch ein mit Wasser ausgewaschenes und vom Blutfarbstoff gereinigtes Blutgerinnsel. Ein solches enthält Fibrin und Reste von farblosen Blutkörperchen, und man ist vielfach geneigt anzunehmen, dass diejenige Substanz, welche einer Fibrinogenlösung zugesetzt werden muss, damit sie gerinnt, und die als Fibrinferment oder Thrombin bezeichnet wird, gerade aus den farblosen Blutkörperchen stammt. Es sind aber in dieser Frage sehr abweichende Ansichten ausgesprochen worden, und es ist vorläufig nicht möglich, die verschiedenen Hypothesen betreffs der Fibrinbildung miteinander in Übereinstimmung zu bringen. Dieselben können hier nicht erörtert werden. So viel dürfte jedenfalls gewiss sein, dass die Gerinnung des Fibrinogens unter Beteiligung eines enzymartigen Körpers stattfindet. Hierbei ist aber auch die Gegenwart von Neutralsalz eine notwendige Bedingung.

Man nimmt ziemlich allgemein an, dass die Gerinnung nicht ohne die Anwesenheit eines löslichen Kalksalzes stattfinden kann (Arthus), und man hat in der That gefunden, dass keine Gerinnung erscheint, wenn das Blut in einer Lösung von Kaliumoxalat, welches die Kalksalze des Blutes fällt, aufgefangen wird. Das Fibrin wäre also eine Kalkverbindung. Indessen scheint die betreffende Thatsache auch in anderer Weise erklärt werden zu können, z. B. so, dass das Oxalat die Bildung des Thrombins in irgend einer Weise verzögert oder aufhebt (A. Schmidt, Hammarsten); wenn Thrombin aber anwesend ist, so gerinnt eine Fibrinogenlösung auch dann, wenn die Kalksalze durch Kaliumoxalat entfernt sind. Es ist allerdings wahr, dass das Fibrin nie ganz kalkfrei erhalten werden kann; indessen ist es nicht reicher an Kalk als das Fibrinogen, und man darf daher nicht schliessen, dass letzteres bei seiner Umwandlung in Fibrin Kalk aufnimmt.

Die durch Enzyme bewirkten Umsetzungen scheinen im allgemeinen derart zu verlaufen, dass die betreffende Substanz unter Wasseraufnahme in

zwei neue Substanzen gespalten wird. Dasselbe ist aller Wahrscheinlichkeit nach auch bei der Fibrinbildung der Fall. Dabei spaltet sich das Fibrinogen in das unlösliche Fibrin, welches die Hauptmasse darstellt, und einen Eiweisskörper, der in der Lösung bleibt und nur in geringerer Menge gebildet wird.

Die überaus zahlreichen Schwierigkeiten, welche uns die Fibringerinnung darbietet und die wir nur ganz oberflächlich haben erörtern können, werden noch dadurch vermehrt, dass wir uns fragen müssen, warum das Blut in den Gefässen nicht gerinnt.

Dass die stetige Bewegung dies nicht bewirkt, wird dadurch bewiesen, dass das Blut ausserhalb des Körpers schneller als sonst gerinnt, wenn es geschlagen wird. Die Abkühlung des Blutes kann nicht herbeigezogen werden, denn gerade durch starke Abkühlung ist es möglich, die Gerinnung für eine längere Zeit aufzuheben. Auch die Berührung mit der Luft kann hier nicht in Betracht gezogen werden, denn die Gerinnung tritt ganz in der gewöhnlichen Weise auf, wenn das Blut unter Luftabschluss aufgefangen wird.

Dagegen bleibt die Gerinnung aus, wenn man das Blut durch eine gefettete Kanüle unter Öl oder in einem mit Fett überzogenen Gefäss auffängt; ja es kann nun, ohne zu gerinnen, mit einem gefetteten Stabe geschlagen werden. Die Gerinnung erfolgt aber sogleich, wenn man es mit einem nicht gefetteten Glasstab schlägt, oder wenn man kleine feste Körperchen in dasselbe hineinthut, u. s. w. (Freund).

Die Ursache, warum die Gerinnung in dem soeben besprochenen Falle ausbleibt, liegt ohne Zweifel darin, dass das Blut vor der Berührung mit der Wand des Gefässes durch das Öl geschützt wird. In entsprechender Weise hat man das Ausbleiben der Gerinnung im Körper erklären wollen, indem man annimmt, dass die für die Gerinnung notwendige Adhäsion des Blutes an der Gefässwand bei gesunden Gefässen fehlt. Wenn die Gefässintima aber in irgend einer Weise krankhaft verändert wird und dadurch eine innigere Adhäsion zu stande kommt, so tritt die Gerinnung intravasculär ein.

Welcher Art die durch eine rauhe Oberfläche und die Adhäsion des Blutes an derselben bewirkten Veränderungen eigentlich sind, darüber gehen die Ansichten beträchtlich auseinander. Nach einigen Autoren sollen Leukocyten massenhaft zerfallen, nach anderen wieder gewisse Bestandteile aus denselben in das Plasma heraustreten, während noch andere Forscher die Blutplättchen als den Ausgangspunkt der Gerinnung betrachten, u. s. w.

Sehr schöne Beispiele von der gerinnungshemmenden Eigenschaft der Gefässwand finden wir darin, dass das Blut in einer an zwei Stellen gebundenen Vene lange Zeit flüssig bleibt (Hewson), sowie darin, dass ein mit Blut gefülltes Schildkrötenherz bei niedriger Temperatur tagelang arbeitet, ohne dass das Blut gerinnt (Brücke).

Die Gerinnungsfähigkeit des Blutes kann im lebenden Körper durch intravasculare Injektion von Albumosen (Schmidt-Mühlheim, Fano), oder von Extrakt des Blutegels (Haycraft) aufgehoben werden. Wenn das Blut von der Leber und den Därmen abgesperrt wird und also nur durch die Extremitäten, den Kopf und die Lungen cirkuliert, so verliert es ebenfalls seine Gerinnungsfähigkeit. — Das venöse Blut gerinnt langsamer als das arterielle, was von der Zunahme der Kohlensäure und der Abnahme des Sauerstoffes bedingt ist.

Die Gerinnung des Blutes hat als Schutzmittel für den Körper eine ausserordentlich grosse Bedeutung, indem dadurch die Blutung aus verletzten Gefässen nicht allzu grossen Kalibers schnell gestillt wird. Würde das Blut nicht gerinnen, so hätte jede kleine Verletzung grosse Blutverluste zur Folge. Bei Verletzung grösserer Gefässe genügt die Gerinnung aber nicht, denn hier strömt das Blut in so grosser Menge und mit so grosser Geschwindigkeit hervor, dass das zuerst ausfliessende Blut nicht Zeit hat zu gerinnen, bevor neues Blut nachströmt. Und wenn auch eine Gerinnung in der Wunde stattfinden sollte, so würde das Gerinnsel doch nicht fest genug sein, um dem mit grosser Kraft ausströmenden Blut den notwendigen Widerstand zu leisten.

Die folgende Tabelle enthält eine kurze Zusammenstellung über die quantitative Zusammensetzung des Blutes (nach Bunge). Sämtliche Zahlen beziehen sich auf 100 Teile Blut.

	Schweineblut		Rinderblut	
	Blutkörper	Serum	Blutkörper	Serum
	43.7	56.3	31.9	68.1
Wasser	27.6	51.8	19.1	62.2
Fixa	16.1	4.5	12.8	5.9
Hämoglobin und Eiweiss .	15.2	3.8	12.4	5.0
Übrige organische Stoffe .	0.5	0.3	0.2	0.4
Anorganische Stoffe . .	0.4	0.4	0.2	0.5

Litteratur. R. v. Limbeck, Klinische Pathologie des Blutes. Jena 1896. — A. Schmidt, Zur Blutlehre. Leipzig 1892. — Weitere Beiträge zur Blutlehre. Wiesbaden 1895. — Die Lehrbücher der physiologischen Chemie.

SECHSTES KAPITEL.

Der Kreislauf des Blutes.

Wenn das Blut in einem Gefässgebiete stillstehen würde, so würde es teils an Ernährungsstoffen arm, teils mit Produkten der Gewebsthätigkeit überladen werden und also seine physiologische Aufgabe nicht erfüllen können. Dies wird aber dadurch vermieden, dass es sich in stetiger Bewegung befindet und während derselben in verschiedenen Körperteilen seinen Vorrat an Nahrungsstoffen ergänzt, sowie die für den Körper unnützen oder schädlichen Produkte abgiebt.

Diese stetige Bewegung wird durch die Herzthätigkeit unterhalten. Das Herz stellt den Motor dar, welcher das Blut durch die Blutgefässe treibt. Diese verhalten sich aber hierbei nicht passiv, sondern sind durch verschiedene Einrichtungen bei der Verteilung des Blutes im Körper auch aktiv beteiligt.

Erster Abschnitt.

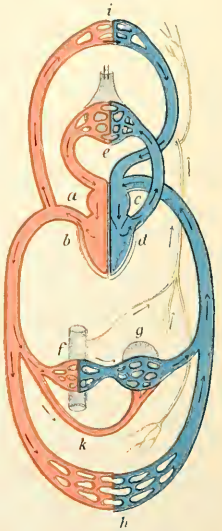
Allgemeine Übersicht der Blutbewegung.

Durch eine von oben nach unten gehende Scheidewand ist das Herz der warmblütigen Tiere in zwei von einander völlig getrennte Abteilungen, eine rechte und eine linke geteilt (Vesalius). Jede Abteilung besteht aus zwei unter einander kommunicierenden Höhlen, einer oberen, dem Vorhof, und einer unteren, der Kammer. Die Öffnung zwischen Vorhof und Kammer kann in den beiden Herzhälften durch Klappen geschlossen werden.

Sowohl von den Vorhöfen als von den Kammern gehen Blutgefässe aus. In den Blutgefässen, welche von den Kammern austreten, strömt das Blut vom Herzen aus; sie heissen Arterien. Die mit den Vorhöfen kommunicierenden Gefässe führen das Blut zum Herzen und heissen Venen.

Die Arterien kommunicieren durch die Kapillaren mit den Venen und solcherart bilden das Herz und die Gefässe ein einziges zusammenhängendes, nach aussen abgeschlossenes Röhrensystem.

In diesem System bewegt sich das Blut, wie zuerst von W. Harvey (1628) festgestellt wurde, in folgender Weise (Fig. 43). Das Blut, welches durch die zwei Hohlvenen in den rechten Vorhof einströmt, wird von diesem in die rechte Kammer getrieben. Durch die Zusammenziehung dieser Kammer wird das Blut in die aus derselben heraustretende Lungenarterie gepresst und strömt nun durch die Lungengefässe und die Lungenvenen zu dem linken Vorhof. Dieser Teil des Kreislaufes heisst der kleine Kreislauf und wurde zuerst von Servet (1553) und Colombo (1559) beschrieben. Vom linken Vorhof wird das Blut in die linke Kammer und von dieser weiter in die Aorta getrieben. Es strömt nun durch alle Verzweigungen der Aorta zu den Körperkapillaren, von diesen zu den Körpervenen und durch die Hohlvenen zum rechten Vorhof zurück. Dieser Teil des Kreislaufes, von der linken Herzkammer zum rechten Vorhof, heisst der grosse Kreislauf.



Figur 43. Schema des Kreislaufes, von der Rückenseite betrachtet. *a*, linker Vorhof, *b*, linke Kammer; *c*, rechter Vorhof, *d*, rechte Kammer; *e*, Lungenkreislauf; *f*, Kapillaren des Darmes; *g*, Kapillaren der Leber; *h*, Kapillaren der unteren Extremitäten; *i*, Kapillaren des Kopfes und der oberen Extremitäten; *k*, Leberarterie. Rot: arterielles Blut führende Teile des Gefässsystemes; blau: venöses Blut führende Teile des Gefässsystemes; gelb: Lymphgefässe.

Bei den warmblütigen Tieren muss also die gesamte Blutmenge durch die Lungen strömen, um von der rechten Abteilung des Herzens zur linken zu gelangen. Während eines vollständigen Kreislaufes strömt daher das Blut durch zwei Kapillarsysteme, nämlich 1) durch die Kapillaren des grossen Kreislaufes und 2) durch die Lungenkapillaren. Für das Blut, welches die Kapillaren des Magens, der Därme, des Pankreas und der Milz durchsetzt, kommt noch ein Kapillarsystem hinzu; dieses Blut strömt nämlich in der Pfortader nach der Leber hin; hier löst sich die Pfortader in ein neues Kapillarsystem auf, von welchem die Lebervenen entspringen, die das Blut zum Herzen leiten. Das nach den betreffenden Organen der Bauchhöhle strömende Blut hat also in dem grossen Kreislaufe zwei Kapillarnetze zu durchlaufen. Dasselbe ist übrigens auch mit dem Nierenblut der Fall, denn in der Niere selbst läuft das Blut erstens durch das Kapillarsystem, welches den malpighischen Gefässknäuel bildet, und zweitens durch die Kapillarnetze, von welchen die Nierenkanäle umsponnen werden.

Die Kontraktion des Herzens wird als Systole, die Erschlaffung als Diastole bezeichnet.

Zweiter Abschnitt.

Die Bewegung des Herzens.

§ 1. Die Herzklappen.

Die normale Strömung des Blutes durch das Herz wird durch dessen Klappen geregelt, welche das Blut verhindern, in falscher Richtung zu fliessen.

a. Die Atrioventricularklappen.

Zwischen dem Vorhofe und der Kammer haben wir in dem rechten Herzen die Valvula tricuspidalis, in dem linken die Valvula mitralis.

Die Tricuspidalisklappe wird von einer röhrenförmigen Haut gebildet, welche an dem Atrioventricularring dessen ganzem Umfange nach befestigt ist. Durch tiefe Einschnitte ist sie in drei grosse und ein oder zwei kleine Segel getheilt. Diese sind durch Sehnenfäden an die Papillarmuskeln oder an die Kammerwand befestigt. Die Sehnenfäden gehen teils zu den freien Rändern der Klappensegel, teils zu ihrer freien Ventrikelfläche, wo sie sich breit an das Bindegewebegerüst der Segel ansetzen.

Die Mitralklappe ist in allem Wesentlichen der eben beschriebenen ähnlich, nur ist sie in allen Teilen fester gebaut und besteht allein aus zwei Segeln.

Bei der Systole der Kammern wird durch das Zusammenschlagen der Klappen das Blut daran verhindert, nach dem Vorhof zurückzuströmen, und ist also gezwungen, den Weg in die grossen Arterien zu nehmen. Ohne die Klappen würde natürlich kein Tropfen Blut in die Arterien strömen, denn in diesen ist ja der Widerstand bedeutend grösser als in den Vorhöfen und in den darein mündenden grossen Venen.

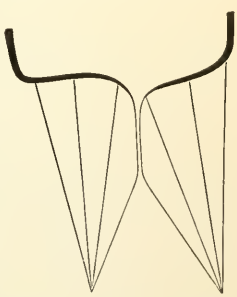
Während der Kammerdiastole sind die Klappensegel der Atrioventricularklappen einander mehr oder weniger genähert und zwischen ihnen und der Kammerwand findet sich überall Blut. Wenn nun die Kammersystole einsetzt und der Druck in den Kammern sehr beträchtlich ansteigt, müssen natürlich die Klappen gegeneinander schlagen und dadurch den Zusammenhang der Kammer mit dem Vorhofe abschneiden.

Weil der Druck des Blutes im Vorhofe bei der Systole der Kammer im Verhältnis zu demjenigen in der Kammer selbst verschwindend klein ist, so müssen sich die Klappen so schnell schliessen, dass jedenfalls nur eine sehr unbedeutende Blutmenge vor dem vollständigen Schluss nach dem Vorhofe zurückkommen kann. Es scheint sogar der Fall zu sein, dass die Klappen so schnell wirken, dass gar keine Regurgitation von Blut in den Vorhof stattfindet. Bei der Vorhofkontraktion wird nämlich wegen der Nachgiebigkeit der schlaffen Kammerwände die Kammer etwas ausgedehnt und ihr Inhalt in eine gewisse Spannung versetzt. In dem

Augenblick, wo die Bewegung des Vorhofes etwas an Stärke nachlässt oder gänzlich aufhört, wird der Druck in der Kammer grösser als im Vorhofe sein, und hierdurch werden die Klappensegel, schon bevor die Kammersystole anfängt, aneinander gelegt (Baumgarten).

Der starke Druck, der während der Kammersystole auf die Klappe ausgeübt wird, könnte sie in den Vorhof umschlagen und dadurch bedenkliche Störungen des Kreislaufs bedingen. Dies wird durch die Sehnenfäden und die Papillarmuskeln verhindert. Da sich die Sehnenfäden nicht nur an den freien Rändern, sondern auch an den Seitenflächen ansetzen, so wird hierdurch nicht allein das Umschlagen der freien Ränder verhindert, sondern auch ein Aufblähen der Klappensegel nach dem Vorhofe hin vermieden.

Durch die Papillarmuskeln und die Sehnenfäden wird der geschlossenen Klappe immer eine ganz bestimmte Lage erteilt, und zwar werden die centralen Teile derselben gegen das Niveau der Ostia hinaufgeschoben und legen sich mit um- und nach unten gebogenen Rändern zusammen (vgl. Fig. 44). Hierdurch wird der Verschluss in einer grösseren Ausdehnung hergestellt und dadurch noch gesichert, dass die umgebogenen Randpartien zahnförmig in einander greifen, so dass die Klappen den starken Druck aushalten können. — Als mitwirkender Mechanismus kommt noch hinzu, dass der Umfang der Herzbasis und zugleich der der Atrioventricularöffnungen bei der Kammersystole in hohem Masse schmäler wird; den die letzteren umschliessenden Muskeln muss also ein eigener, wesentlicher Anteil an der Schliessung zuerkannt werden.



Figur 44. Die Lage der gestellten Klappe. Schema nach Krehl.

Die Rolle der Papillarmuskeln bei dem Schluss der Atrioventricularklappen ist in sehr verschiedener Weise aufgefasst worden. Am wahrscheinlichsten ist die Ansicht, dass sie die Aufgabe haben, unter Vermittlung der Sehnenfäden das Hineintreiben der Klappensegel in den Vorhof zu verhindern, indem sie die bei der Systole stattfindende Annäherung der Herzbasis zu der Herzspitze durch ihre Verkürzung kompensieren.

b. Die Semilunarklappen.

Da das Blut bei der Kammersystole nicht in die Vorhöfe zurückströmen kann, muss es seinen Weg in die grossen Arterien nehmen. Deren Mündungen sind durch je eine aus drei taschenförmigen Segeln bestehende Klappe geschlossen.

Diese Segel sind halbkreisförmige Membranen, welche mit dem bogenförmigen Rand, die Konkavität nach oben, an der Wand des Gefässes befestigt sind und mit dem geraden, zuweilen leicht eingebogenen Rand von der Gefässwand abstehen. So werden Taschen gebildet, in welchen die zurückgestaute Flüssigkeit sich fängt, während sie zugleich die dem Gefässlumen zugekehrte Wand der Tasche anspannt.

Sowohl die Aorta wie die Lungenarterie bauschen sich über die angewachsenen Ränder der Klappe nach aussen und erzeugen derart drei Erweiterungen, die Sinus Valsalvae. An der Aorta liegt ein Sinus nach hinten, zwei nach vorn, rechts und links. Aus den beiden letzten entspringen die rechte und die linke Kranzarterie.

Wenn der Druck in der Kammer niedriger als in der entsprechenden Arterie ist, so sind die Semilunarklappen mit ihren Rändern dicht aneinander

geschlossen. Wenn der Druck bei der Kammersystole so weit ansteigt, dass er den Druck in der Aorta, bezw. der Lungenarterie übertrifft, so werden die Klappen geöffnet und das Blut strömt heraus. Wenn dann die Kammer aufs neue in die Diastole übergeht, wird die Klappe wieder geschlossen.

Man hat vielfach angenommen, dass die Semilunarklappen bei der Kammersystole in der Weise gegen die Sinuswandungen gestellt werden, dass sie die Mündungen der Kranzarterien zuschliessen (Thebesius, Brücke). Diese Annahme ist nicht mehr haltbar, denn wir besitzen eine Menge von anatomischen und physiologischen Erfahrungen, welche bezeugen, dass das Blut bei Beginn der Systole in diese Arterien wie in die übrigen hineinströmt (Hyrtl, Chauveau u. A.).

Welche Lage die Klappen bei der Systole einnehmen, ist jedoch noch nicht bestimmt festgestellt, obgleich es verschiedenen Erfahrungen nach wahrscheinlich ist, dass ihre freien Ränder dabei ziemlich weit von den Sinusausbuchtungen abstehen. Die arteriellen Mündungen werden also hierdurch verengt und dazu kommt noch, dass Muskelwülste fast allseitig in dieselben vorspringen und Polster für die Semilunarklappen bilden (Krehl).

Infolge dieser Einrichtung wird das Blut bei der Systole durch einen engen Muskelspalt in den weiten Raum oberhalb der Klappen gepresst. Hierdurch müssen immer Wirbelbewegungen und Kreisströme entstehen, welche die Klappensegel fortwährend einander zu nähern streben und nur deswegen nicht nähern können, weil das unter hohem Druck stehende, durchfliessende Blut sie auseinander drängt. Hört der Blutstrom auf, so müssen die Klappen, wie durch Federkraft getrieben, sich aneinander legen, und zwar ausserordentlich schnell und ohne alle Regurgitation. Der Verschluss wird dann durch die Differenz zwischen Aorten- und Kammerdruck aufrecht erhalten, und diese Differenz genügt, nachdem die Klappen einmal geschlossen sind, offenbar auch dann, wenn die Muskeln der Kammer erschlaffen und die oben erwähnten muskulären Unterstützungen der Klappen wegfallen.

§ 2. Die Herztöne.

Wenn man das Ohr an die Brustwand legt, hört man bei jedem Herzschlag einen dumpfen und gedehnten Ton und nach diesem einen kürzeren und hellen. Danach folgt eine Pause, und dann hört man wieder den langen Ton u. s. w. Der lange Ton heisst erster Herzton, der darauf folgende zweiter Herzton.

Der erste Herzton wird während der ganzen Dauer der Kammersystole und nur dann gehört. Der zweite Herzton folgt unmittelbar nach dem ersten, d. h. sofort nach dem Ende der Kammersystole, und nach ihm tritt die Herzpause ein.

Die Ursache des ersten Herztones ist vor allem im sogen. Muskelton zu suchen. Bei jeder Kontraktion eines Muskels kann nämlich ein Ton oder Geräusch gehört werden (vgl. Kap. XV). Der erste Herzton ist noch deutlich hörbar an einem Herzen, welches fast vollständig blut- und luftleer ist und bei welchem demnach die Herzklappen nicht gespannt und also auch nicht in Schwingungen versetzt werden können (Ludwig und Dogiel).

Auch andere Umstände wirken beim Entstehen des ersten Herztones mit; vor allem die Schliessung der Atrioventricularklappen im Anfang der Systole und die dadurch hervorgerufenen Schwingungen in ihnen und im Blute. Endlich ist es nicht unmöglich, dass auch Schwingungen, welche von dem Öffnen der Semilunarklappen bedingt sind, beim Zustandekommen des ersten Herztones eine gewisse Rolle spielen. Jedenfalls ist er in erster Linie ein Muskelton, welchem noch andere Töne sich zugesellen.

Der zweite Herzton wird von der plötzlichen Spannung der Semilunarklappen und anderen gleichzeitig damit erfolgenden Schwingungen im Blute u. s. w. hervorgebracht, wie am deutlichsten daraus hervorgeht, dass bei einer ausgeschnittenen Aorta eine plötzliche Spannung dieser Klappen einen Ton erzeugt, der seinem Charakter nach mit dem zweiten Herzton vollständig übereinstimmt (Carswell und Rouanet).

Aus dem schon Bemerkten geht hervor, dass wir eigentlich nicht zwei, sondern vier Herztöne haben, unter welchen jedoch je zwei gleichzeitig oder fast gleichzeitig tönen. Die linke Herzkammer hat ihren Muskelton, die rechte den ihrigen. Die linke Atrioventricularklappe macht ihre Schwingungen für sich, ebenso die rechte. Und dasselbe gilt auch von den Semilunarklappen der beiden Herzhälften, sowie von den Schwingungen der Blutmasse. Wir haben daher zwei erste und zwei zweite Herztöne.

Die Erfahrung lehrt jedoch, dass die beiden ersten und die beiden zweiten Herztöne in der Regel gleichzeitig tönen. Dies bezeugt, dass in der Regel die beiden Kammern gleichzeitig ihre Kontraktion anfangen, und dass in der Regel die Semilunarklappen an beiden Seiten gleichzeitig geschlossen werden.

§ 3. Die Formveränderungen des Herzens bei der Systole.

Wenn man an einem lebendigen Säugetier die Herzbewegung näher studieren will, so hat man den Brustkasten zu öffnen, wobei die Blutungen durch Bindung der Gefässe gestillt werden müssen. Sobald die Brusthöhle geöffnet wird, fallen die Lungen zusammen, die Atmung hört auf und das Tier stirbt an Erstickung. Um dies zu vermeiden, muss künstliche Atmung eingeleitet werden (vgl. S. 6).

Man sieht dann, nach Spaltung des Herzbeutels, wie die Herzkontraktion an den Mündungen der grossen Venen, welche von cirkular verlaufenden Muskelfasern umgeben sind, anfängt und von hier aus auf die Vorhöfe fortschreitet. Beide Vorhöfe kontrahieren sich gleichzeitig, entleeren sich aber nicht vollständig. Nach beendigter Vorhofssystole beginnt die der Kammern, und zwar erfolgt auch bei diesen die Kontraktion gleichzeitig.

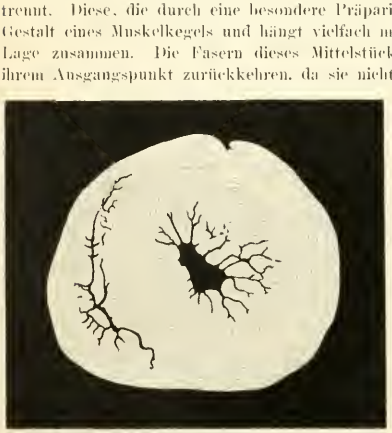
a. Bau der Kammerwand.

Die Anordnung der Muskelmassen, welche die Kammerwand bilden, ist eine sehr verwickelte. Jedes Stückchen Kammer, insofern es nur eine ganze Wanddicke darstellt, zeigt beim Zerklüften an der äusseren Fläche eine Faserung, welche mit der der inneren Fläche in sich kreuzender Richtung geht; zwischen diesen beiden Faserungen liegen alle Übergänge einer Richtung in der anderen eingeschlossen, wobei jedoch zu bemerken ist, dass einzelne Übergangsstufen fehlen können, während die steile Kreuzung der Fasern der Grenzfläche vorhanden ist, sowie dass der Übergang von einer Richtung in die andere nicht immer bis zur Endstufe gelangt (Ludwig).

Von den beiden Kammern besitzt die linke eine viel stärkere Muskulatur als die rechte, was mit der viel stärkeren von jener zu leistenden Arbeit zusammenhängt. Und in der That ist die Aussenwand der rechten zum grossen Teil aus Fasern gebildet, welche von der linken Kammer kommen. Die rechte Kammer stellt also, wie die Figur 45 zeigt, gewissermassen eine in der rechten Wand der linken Kammer gebildete Spalte dar.

Betreffend den Bau der Kammern sei noch folgendes bemerkt. Die linke Kammer. Von den fibro-tendinösen Ringen an der Kammerbasis und von der muskulösen Seite der Aortenwurzel gehen oberflächliche Muskelfasern ab, welche in schiefer Richtung nach der Spitze des Herzens laufen, hier zum grössten Teil in den Wirbel der linken Kammer gehen und in das Innere der linken Kammer umbiegen, um sich entweder in den Papillarmuskeln und Sehnenfäden oder am Atrioventricularring zu inserieren.

Diese beiden Lagen sind durch eine zwischenliegende Lage voneinander getrennt. Diese, die durch eine besondere Präpariermethode isoliert werden kann, hat die Gestalt eines Muskelkegels und hängt vielfach mit den Fasern der äusseren und inneren Lage zusammen. Die Fasern dieses Mittelstückes stellen Schlingen dar, welche nach ihrem Ausgangspunkt zurückkehren, da sie nicht sehnig enden (Fig. 46).



Figur 45. Querschnitt durch ein vollkommen kontrahiertes menschliches Herz an der Grenze von unterem und mittlerem Drittel, nach Krehl.

Ausser den jetzt besprochenen eigenen Fasern der linken Kammer kommen auch solche vor, welche beiden Kammern angehören.

An der rechten Kammer hat man einen Einströmungs- und einen Ausströmungsteil zu unterscheiden; ersterer hat die Form einer Tasche, an deren vorderes Ende der Ausströmungsteil sich ansetzt. Die Aussenwand des taschenförmigen Teils besteht aus zwei Schichten, einer äusseren, kontinuierlichen, dünnen und einer inneren, netzförmig angeordneten, dickeren. Die innere Schicht der Aussenwand wird fast ganz von kurzen Fasern gebildet, die ihrem Verlauf nach der Tasche allein angehören. Sie entspringen am oberen Rand der Scheidewand und wenden sich nach dem Lumen der rechten Kammer, durchziehen dieses in wechselnden Höhen und steigen in getrennten Balken teils als Trabekeln, teils als Papillarmuskeln an der Aussenwand der Tasche in die Höhe, um sich entweder mittelst Sehnenfäden am Segel oder mit mehr oder weniger kurzen Sehnen an den Atrioventricularring anzusetzen.

Auch die Aussenwand des Ausströmungsteils lässt zwei Schichten erkennen, eine innere längslaufende und eine äussere Ringschicht.

b. Die Formveränderungen des Herzens.

Während der Diastole der Kammern ist deren Form wesentlich von der Art bedingt, in welcher sie auf der Unterlage ruhen. Ganz anders bei der Systole. Dann spannt, wie Harvey sagte, das Herz alle seine Fasern und erhält eine vollkommen bestimmte Form, die von den zufälligerweise vorhandenen diastolischen ganz unabhängig ist. Daraus folgt, dass das Herz, wenn es während der Diastole in einem seiner Durchmesser verlängert ist, sich während der Systole besonders in diesem verkürzt und umgekehrt.

Im lebenden Körper und bei uneröffnetem Brustkasten liegt das Herz, zum grössten Teil von den Lungen bedeckt, in dem Herzbeutel eingeschlossen. Es ist an den grossen Arterien aufgehängt und, soweit der Herzbeutel es erlaubt, nach verschiedenen Richtungen beweglich.

Wenn man, wie dies bei Versuchen an Säugetieren in der Regel der Fall ist, das Herz in Rückenlage des Tieres beobachtet, so muss sich das diastolische Herz dabei etwas von vorn nach hinten abplatten und sein Querdurchmesser zunehmen. Unter solchen Umständen findet man, dass die Längsaxe und der Querdurchmesser bei der Systole abnehmen, während die sagittale Axe grösser wird.

Bei der natürlichen Stellung des Körpers wird aber das Herz zum grössten Teil von den Lungen getragen; diese sind als Luftkissen aufzufassen und werden also nur in einem unbedeutenden Grade die Form des diastolischen Herzens beeinflussen. Es muss also bei der natürlichen Lage des Tieres die Herzbasis mehr kreisrund sein, als bei Rückenlage und geöffnetem Brustkasten. — Mittelst Nadeln, welche durch die Brustwand in verschiedene Teile des Herzens eingestochen waren und deren äussere Enden durch ihre Bewegungen die Bewegungsrichtung dieser Herzteile angaben, hat Haycraft in der That gefunden, dass sich das Herz in seiner natürlichen Lage in allen Durchmessern kontrahiert.

Figur 46. Die in sich zurückkehrende sehnenlose Faserung der linken Herzkammer am menschlichen Herzen nach Entfernung der äusseren und inneren Muskellage. Die Form des Herzens ist schematisch angegeben. Nach Krehl.

Da die Spitze des Herzens dessen freiester Teil ist, sollte man glauben, dass bei der Verkürzung der Längenaxe bei der Kammersystole die Spitze sich der Basis nähern sollte. Dies ist jedoch nicht der Fall: im Gegenteil nähert sich bei der Systole die Basis der Spitze. Diese Bewegung scheint teilweise wenigstens durch den Rückstoss des Blutes, wenn es durch die arteriellen Ostien herausströmt, erklärt werden zu können. Wenn nämlich die Kammern bei ihrer Systole das Blut in die grossen Arterien heraustreiben, so wird die Spitze wegen des Rückstosses daran verhindert, sich gegen die Basis zu bewegen, und statt dessen stellt sie den verhältnismässig festen Punkt dar, gegen den die Basis herabgezogen wird (Chauveau und Faivre).

Die Formveränderung der Herzhöhlen hat man nur an wärme- oder totenstarren Herzen studieren können, wobei die Kontraktion der Herzmuskulatur soweit gegangen ist, wie dies im Leben wohl niemals stattfindet. Aus den hierher gehörigen Beobachtungen geht aber hervor, dass auch in diesem Falle die Herzhöhlen nie vollständig verschwinden. In der linken Kammer bleibt über den Spitzen der Papillarmuskeln ein merklicher Hohlraum zurück; die rechte Kammer verwandelt sich in eine schmale Spalte, wodurch die beiden Wände im oberen Abschnitte unterhalb der Atrioventricularöffnung noch durch einen gewissen Abstand von einander getrennt sind (Hesse, Worm-Müller und Sandborg; vgl. Fig. 47).

Bei der Kontraktion der linken Kammer muss die mittlere Schicht, die vorwiegend aus querlaufenden Muskelfasern gebildet ist (Fig. 46), wegen ihrer starken Entwicklung eine ganz hervorragende Rolle spielen.

Die zahlreichen Muskelbalken, welche quer durch die rechte Kammerhöhle hindurchgehen, werden, sobald sie sich bei wachsender Füllung spannen, die fortschreitende Entfernung der Aussenwand von der Scheidewand verhindern. Für die linke Kammer mit ihrer dicken Wand dürfte eine solche Einrichtung nicht notwendig sein.

Wie die beiden Vorhöfe ziehen sich auch die beiden Kammern gleichzeitig zusammen. Dieses hängt natürlich davon ab, dass die Muskelfasern den beiden Kammern zum Teil gemeinsam sind. Indessen lehren verschiedene Erfahrungen, dass der betreffende Synchronismus kein absoluter ist und dass also jede Kammer eine gewisse Selbständigkeit hinsichtlich ihrer Thätigkeit besitzt (Knoll).

§ 4. Die Druckveränderungen im Herzen während seiner Thätigkeit.

a. Technik.

Um den in den verschiedenen Herzabteilungen stattfindenden Druck und dessen Variationen zu messen, muss man die Herzhöhlen mit einem Manometer in Verbindung setzen. Dies kann bei geschlossenem Brustkasten in der Weise geschehen, dass von der Carotis aus eine Sonde durch die Aorta in die linke Kammer geführt wird, wobei man die Verletzung der Semilunarklappen thunlichst vermeiden muss (Chauveau und Marey). Durch die V. jugularis kann man in den rechten Vorhof und in die rechte Kammer ebenfalls Sonden einführen. Bei eröffnetem Brustkasten kann man die in diesem Falle als Troicart eingerichteten Sonden entweder direkt in die verschiedenen Herzräume führen oder sie von den Vorhöfen aus durch die Atrioventricularöffnungen in die Kammern einführen.

Zum Studium der Druckvariationen hat man viele verschiedene Instrumente konstruiert. Die an ein solches zu stellenden Anforderungen sind sehr gross: kommen ja in den Herzkammern Druckvariationen von 130 mm Hg in 0,06 Sekunde, d. h. 2170 mm Hg in der Sekunde vor. Das zu benutzende Instrument muss sich daher sehr schnell einstellen können und zu gleicher Zeit in einem sehr hohen Grade aperiodisch sein, so dass es keine Eigenschwingungen macht.

Das zuerst zu diesem Zweck benutzte Intrument war die Schreibkapsel von Marey. Dieselbe wurde mit einer in die Herzhöhlen eingeführten geschlossenen Sonde eigenartiger Konstruktion verbunden (kardiographische Sonde). Eine solche Sonde (Fig. 48) besteht aus einem Rohr, dessen Spitze, die in die Herzhöhlen eingeführt wird, eine Ampulle aus Kautschuk trägt. Diese wird durch ein stählernes Gerüst (*a, v*) unterstützt, so dass sie nicht vollständig komprimiert werden kann. Das freie Ende der Sonde wird mit der Schreibkapsel verbunden. Bei den Druckveränderungen in den Herzhöhlen wird der Luftdruck in der Ampulle verändert, und die Schreibkapsel zeichnet diese Druckschwankungen graphisch auf. Durch geeignete Methoden können die also erhaltenen Kurven in absolutem Masse (mm Hg-Druck) graduiert werden.

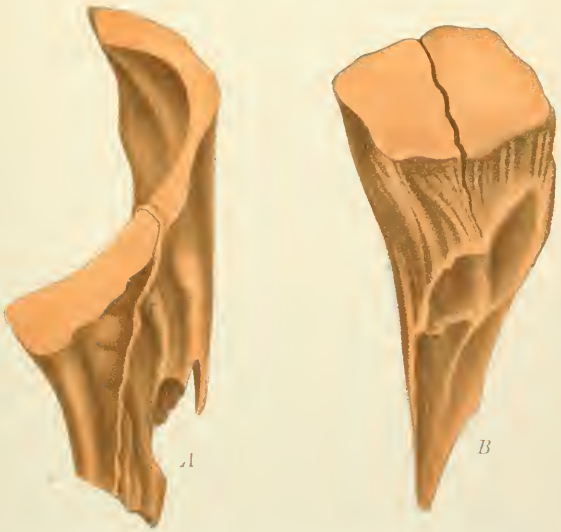
Bei Anwendung von offenen Sonden wirkt der in den Herzhöhlen stattfindende Druck direkt auf ein Manometer ein. Dass ein Hg-Manometer wegen der Trägheit des Quecksilbers zu dem betreffenden Zwecke ganz untauglich ist, ist selbstverständlich. Für die Bestimmung der Druckvariationen im Herzen können nur Manometer mit sehr geringem Masse, d. h. Manometer, bei welchen der Widerstand durch einen elastischen Gegendruck geleistet wird, in Anwendung kommen. Als Beispiel eines solchen weise ich auf die Figur 7 (Seite 11) hin.

b. Die Druckschwankungen in den verschiedenen Herzabteilungen.

Wie schon erwähnt, kontrahieren sich bei der Herzaktion zuerst die Vorhöfe. Die Dauer ihrer Systole beträgt beim Pferde bis zum Druckmaximum etwa 0.1 Sekunde; die der Kammer bis zum Beginn des Druckabfalles ist beträchtlich länger, nämlich 0.4 Sekunde (auch beim Pferde).

Als Maximaldruck in dem rechten Vorhof wird beim Hunde 20—22 mm Hg angegeben (Goltz und Gaule).

Die Form der Druckschwankungen in den Herzkammern gestaltet sich ziemlich verschieden, je nach den zur graphischen Registrie-



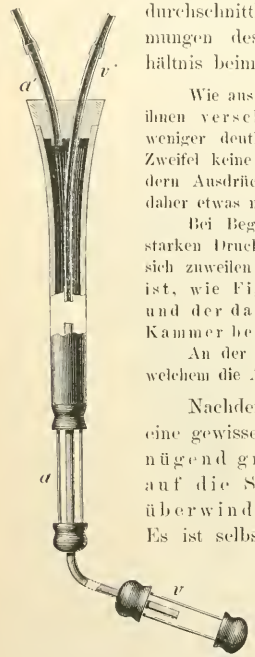
Figur 47. Abguss der Kammerhöhlen eines totenstarren Ochsenherzens, nach Worm-Müller und Sandborg. *A*, die Höhle der rechten Kammer; *B*, die Höhle der linken Kammer. $^2/_3$.

rung benutzten Instrumenten. Diese Differenz ist natürlich davon abhängig, dass die verschiedenen Instrumente nicht alle mit genügender Genauigkeit die schnellen Druckschwankungen haben angeben können.

Die richtigste Form der intrakardialen Druckkurve scheint indes dem in der Fig. 49 dargestellten Typus zu entsprechen (vgl. auch Fig. 8, S. 11). Wenn wir von Einzelheiten, welche nur eine verhältnismässig untergeordnete Bedeutung haben, absehen, verläuft also der intrakardiale Druck etwa folgendermassen: 1) ein sehr steiler Anstieg, 2) eine darauf folgende, viel langsamere Steigung oder ein der Abscisse fast paralleles Plateau, 3) ein von diesem Maximum sehr schnell erfolgendes Herabsinken.

Das Druckmaximum bei der Kammersystole hat man auch mit dem Hg-Manometer bestimmt, indem man zwischen dem Herzen und dem Quecksilber ein Maximumventil eingeschaltet hat, das sich bei jeder Drucksteigerung in der Kammer öffnete, bei der Drucksenkung aber die Zurückströmung verhinderte.

Das Druckmaximum in der linken Kammer kann (beim Hunde) über 200 mm Hg betragen. Der Druck in der rechten Kammer ist beträchtlich niedriger; das Verhältnis des Druckes in der rechten und in der linken Kammer ist nach den bisherigen gleichzeitigen, aber nur spärlichen Bestimmungen beim Hunde durchschnittlich etwa wie 2:5. Nach gleichzeitigen Bestimmungen des Pulmonalis- und Aortadruckes ist das Verhältnis beim Hunde etwa 2:6.



Figur 48. Herzsonde, nach Chauveau und Marey.

Wie aus den mitgeteilten Druckkurven hervorgeht, finden sich bei ihnen verschiedene singuläre Punkte, die bald mehr, bald weniger deutlich ausgeprägt sind. Einige unter diesen sind ohne Zweifel keine durch Eigenschwingungen erzeugte Kunstprodukte, sondern Ausdrücke bestimmter Vorgänge im Herzen. Wir müssen sie daher etwas näher besprechen.

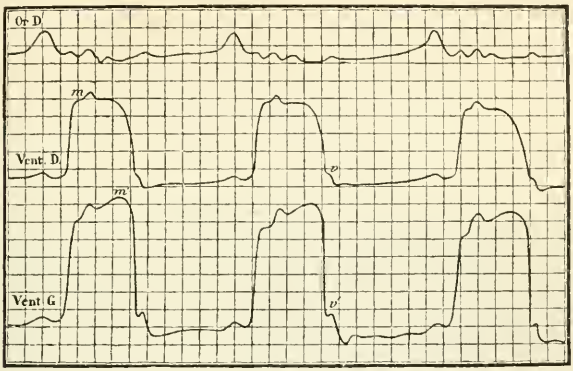
Bei Beginn der Druckkurve, vor der Erhebung, welche der starken Drucksteigerung bei der Kammersystole entspricht, markiert sich zuweilen eine kleine Erhebung sehr schön. Diese Erhebung ist, wie Figur 49 uns lehrt, von der Vorhofkontraktion und der dadurch hervorgerufenen Drucksteigerung in der Kammer bedingt.

An der Kurve findet sich keine Andeutung von dem Moment, in welchem die Atrioventricularklappen sich schliessen.

Nachdem die Kammersystole begonnen hat, dauert es eine gewisse Zeit, bis die Kraft der Kontraktion genügend gross wird, um den von den Gefässen aus auf die Semilunarklappen wirkenden Druck zu überwinden (Anspannungs- oder Verschlusszeit). Es ist selbstverständlich, dass sich die Semilunarklappen in dem Augenblicke öffnen müssen, wo der Druck in der Kammer den in der Aorta gerade übersteigt. Dieser Augenblick macht sich an der Druckkurve der Kammer nicht durch eine besondere Unstetigkeit bemerkbar.

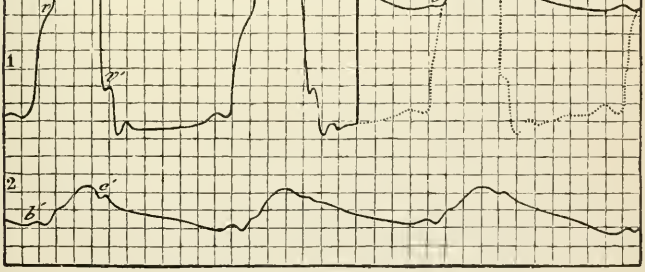
Die Anspannungszeit kann an einem Tier dadurch bestimmt werden, dass man den Druck in der Aorta und der linken Kammer gleichzeitig registriert. Man findet dann (vgl. Fig. 50), dass sich die Druckkurve der Kammer beim Pferd etwa 0.1 Sekunde früher als die Druckkurve der Aorta von der Abscisse erhebt. Bei verschieden grossem Blutdruck oder verschieden frequenter Schlagfolge des Herzens zeigt die Anspannungszeit nur geringe Variationen. Das Herz besitzt also in einem sehr hohen Grade die Fähigkeit, sehr verschiedenen Anforderungen an seine Leistung fast ohne Zeitverlust zu genügen.

Beim Menschen hat man die Anspannungszeit aus dem Vergleich der gleichzeitig geschriebenen Herzstoss- und Pulskurven ermittelt, und zwar beträgt sie nach verschiedenen Autoren 0.05—0.1 Sekunden.



Figur 49. Intrakardiale Druckkurven vom Pferde, nach Chauveau und Marey. *Or. D.*, rechter Vorhof; *Vent. D.*, rechte Kammer, *Vent. G.*, linke Kammer.

Der Schluss der Semilunarklappen muss erfolgen, wenn der Druck in der Aorta den in der linken Kammer um ein Minimum übersteigt. Durch gleichzeitige Registrierung des Druckes



Figur 50. Druckkurven aus der linken Kammer (1) und der Aorta (2), Pferd, nach Chauveau und Marey.

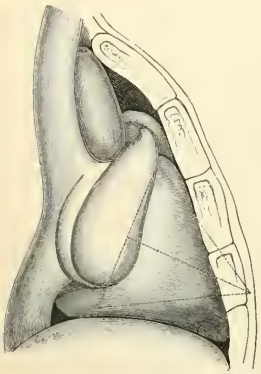
in der Aorta und in der linken Kammer hat man gefunden, dass der Moment des gleichen Druckes kurz nach Beginn der steilen Drucksenkung in der Kammer erfolgt, ohne dass sich dieser Moment in einer besonderen Weise an der Druckkurve kennzeichnet.

So lange der Druck in der Kammer höher ist, als der in der Aorta bezw. Lungenarterie, wird Blut aus dem Herzen herausgetrieben. Die Austreibungszeit ist von dem in der Aorta bei Beginn der Systole stattfindenden Druck, sowie von der Pulsfrequenz nur in einem sehr geringen Grade abhängig und beträgt beim Hunde etwa 0.18—0.20 Sekunden.

§ 5. Der Herzstoss.

Bei dem unversehrten Tiere und beim Menschen besitzen wir im Herzstoss ein Mittel, verschiedene Fragen, die sich auf die Druckverhältnisse und die Formveränderungen des Herzens beziehen, studieren zu können.

An der Stelle der Brustwand, wo das Herz von den Lungen unbedeckt ist, d. h. in dem 4. oder 5. linken Intercostalraum, kann man bei jeder Kammersystole mit der aufgelegten Hand einen stärkeren oder schwächeren Stoss, den Herzstoss fühlen. Bei mageren Menschen kann man sogar daselbst eine Erhebung des Zwischenrippenraumes mit dem blossen Auge beobachten. Diese Thatsache ist an und für sich genügend um darzuthun, dass beim Herzstoss die Kammer thatsächlich gegen die Brustwand schlägt, beweist aber andererseits nicht, dass die Kammer sich bei der Diastole von derselben zurückzieht.



Figur 51. Schema zur Theorie des Herzstosses, nach Ludwig. Die unterbrochenen Linien bezeichnen die Lage des Herzens bei der Systole.

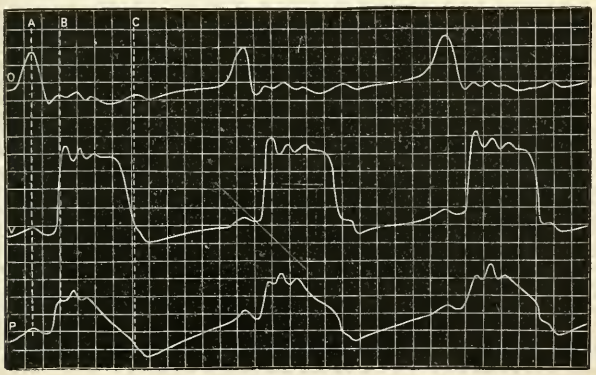
Bei der Diastole ist das Herz schlaff und weich; drückt man mit dem Finger auf das blossgelegte Herz, so erfährt man dabei nur einen geringen Widerstand, wenn auch der Fingerdruck keine dauernde Spur zurücklässt.

Wenn aber die Kammersystole anfängt, wird das Herz plötzlich hart und übt nun einen starken Druck auf den tastenden Finger: überall fühlt man, als ob es bei der Systole gegen den Finger drücke. Diese plötzlich eintretende Härte stellt teilweise die Ursache des Herzstosses dar (Kiwisch, Marey). Hierzu kommt aber noch das Bestreben der Kammern, bei ihrer Kontraktion eine derartige Form anzunehmen, dass die Spitze etwa senkrecht gegen die Basis zu stehen kommt (Carlile, Ludwig). Infolge davon wird nämlich das Herz bei seiner Systole im Verhältnis zu der Brustwand die von den unterbrochenen Linien (Fig. 51) bezeichnete Lage annehmen. Die Herzspitze wird also gegen die Brustwand schlagen und in einem geringen Grade dieselbe vorschieben.

Da beim Menschen die Spitze den einzigen Teil des Herzens darstellt, von welchem aus der Stoss bei der Systole beobachtet werden kann, wird der Herzstoss oft auch als Spitzenstoss bezeichnet.

Zur theoretischen Deutung des Herzstosses hat man auch andere Momente herbeigezogen. Man hat angenommen, der Herzstoss sei hauptsächlich von dem Rückstoss beim Ausströmen des Blutes aus der Kammer bedingt, oder habe seine Ursache in der Streckung und Verlängerung der grossen Arterien bei der Blutausströmung, wodurch das Herz herabrücken sollte u. s. w. Es ist möglich, dass diese Momente in der That beim Herzstoss zu einem gewissen Grade mitwirken. Dass sie aber nicht die einzigen sind, auch nicht die wichtigsten Mechanismen darstellen, geht daraus hervor, dass man an den aus dem Körper herausgeschnittenen blutleeren Herzen, wie auch an solchen mit unterbundenen Arterien den Herzstoss beobachten kann, sowie daraus, dass der Herzstoss unmittelbar im Anfang der Kammersystole erscheint, während die Öffnung der Semilunarklappen und das Heraustreiben des Blutes in die grossen Arterien nur etwa 0.1 Sekunde später erfolgt (vgl. S. 150).

Da der Herzstoss die einzige Möglichkeit darbietet, die Herzbewegung am lebenden Menschen zu studieren, hat man sich mit grosser Sorgfalt dem



Figur 52. Kurven des Druckes in dem rechten Vorhof (*O*), in der rechten Kammer (*V*) und des Herzstosses (*P*), Pferd, nach Chauveau und Marey.

Studium der graphischen Aufzeichnung des Herzstosses, des Kardiogrammes, gewidmet.

An Tieren kann man natürlich die intrakardiale Druckkurve und das Kardiogramm gleichzeitig aufschreiben, letzteres indem man zwischen der Brustwand und dem Herzen einen kleinen Ballon einschiebt, der mit der Schreibtrommel kommuniciert. In den beiden Kurven finden sich, wie aus der Figur 52 hervorgeht, verschiedene Ähnlichkeiten und Differenzen. An beiden bemerken wir bei A die durch die Vorhofskontraktion bedingte Erhebung, ebenso wie den steilen Anstieg bei Anfang der Systole. Am Kardiogramm erreicht dieser aber sein Maximum früher als der aufsteigende Ast der Druckkurve. Nach einmal erreichtem Maximum verläuft die Druckkurve mit der Abscisse ungefähr parallel oder steigt allmählich an, bis sie gegen das Ende der Kammersystole plötzlich sinkt. Das Kardiogramm fängt dagegen viel früher, jedoch langsamer an zu sinken, bis es zuletzt ein steiles Abfallen aufweist.

Bei der Linie C finden wir etwa am Fusspunkt des absteigenden Astes an den beiden Kurven eine kleine Erhebung, welche wir sogleich näher erörtern werden. Nach beendigter Systole wird die Kammer mit Blut gefüllt, und der Druck steigt bis zu der folgenden Systole langsam in die Höhe. Gleichzeitig erhebt sich auch das Kardiogramm langsam von der Abscisse.

Wenn man die Kontraktionskurve eines blutleeren Herzens schreibt, so hat diese eine ganz andere Form als das Kardiogramm. Hieraus ist ersichtlich, dass letzteres keine einfache Kontraktionskurve ist, und das Kardiogramm muss in der That als eine kombinierte Druck- und Volumenkurve der Herzkammern aufgefasst werden. Es ist eine Druckkurve, denn die an der Brustwand angebrachte Pelote übt einen Druck aus, gegen welchen das Herz Arbeit leistet. Es ist aber gleichzeitig eine Volumenkurve, insofern als es auch von den Volumenveränderungen des Herzens beeinflusst wird. Bei der Füllung des Herzens während der Diastole erhebt sich die Kurve allmählich von der Abscisse; bei der plötzlichen Entleerung der Kammern, wenn die Semilunarklappen geöffnet werden, wird der Druck auf die Brustwand etwas geringer, und der Schreibhebel kann also der fortschreitenden Zunahme des Herzdruckes nicht mehr folgen.

Für die graphische Aufzeichnung des Herzstosses am Menschen wird allgemein die Methode mittelst Luftübertragung benutzt, wie z. B. in dem Figur 53 abgebildeten Apparat (Kardiograph, Marey). Eine Metallkapsel trägt eine Pelote, *p*, die in zwei kleinen metallenen Scheiben, zwischen welchen die Kautschukmembran der Kapsel sich befindet, festgesetzt ist. Eine Spiralfeder, zwischen der inneren dieser Scheiben und dem Boden der Kapsel, giebt der Membran eine zweckentsprechende Spannung. Der Kardiograph wird an die Brustwand angelegt und zwar in der Weise, dass die Pelote an die Stelle des Herzstosses drückt. Das in der Kapsel sich öffnende Leitungsrohr *r* setzt dieselbe mit der Schreibkapsel in Verbindung.

Figur 53. Aufnahmekapsel des Mareyschen Kardiographen. $^1/_2$.

Es ist selbstverständlich, dass eine an der Aussenwand des Brustkastens in dieser Weise angebrachte Vorrichtung eine Kurve ergeben muss, die wesentlich mit derjenigen übereinstimmt, die wir durch eine zwischen das Herz und die Brustwand gelegte Kapsel erhalten, denn es besteht nur der Unterschied, dass sich in jenem Falle zwischen dem Herzen und der aufnehmenden Luftkapsel die Brustwand befindet, deren Bewegungen hier von denen des Herzens bestimmt werden.

Die in der Litteratur veröffentlichten menschlichen Kardiogramme zeigen hinsichtlich ihrer Form beträchtliche Differenzen, was vor allem von der Beschaffenheit der zur Registrierung benutzten Apparate bedingt ist. Nach dem, was wir über die Leistungsfähigkeit dieser Apparate wissen (Hürthle), können wir indessen sagen, dass die normale Form des Kardiogrammes beim Menschen etwa derjenigen in Figur 54 entspricht — wir haben also hier wie bei den Tieren einen aufsteigenden Ast, ein Plateau, das sich gegen die Abscisse neigt oder ihr parallel verläuft, und einen absteigenden Ast. Dazu kommen noch einige kleinere Erhebungen, welche zum Teil wenigstens keine Kunstprodukte sind.

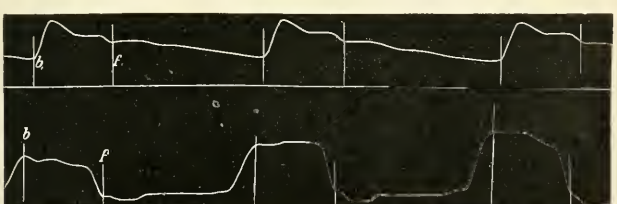
Oft, wenn auch nicht immer, beginnt das Kardiogramm mit einer kleinen Erhebung, die von der Vorhofskontraktion stammt (vgl. S. 153). Nach dieser folgt der steile, von der Kammerkontraktion bedingte Anstieg. In diesem Falle ist der Beginn der Kammerkontraktion am Kardiogramm deutlich zu erkennen. Es kann aber eintreffen, dass die Vorhofskontraktion sich nicht besonders markiert, sondern ununterbrochen in die von der Kammerkontraktion erzeugte Steigung übergeht. In diesem Falle würde man sich also sehr irren, wenn man den Beginn der letzteren vom Fusspunkt des aufsteigenden Schenkels rechnen wollte. Diese Form der Kurve entsteht, in vielen Fällen wenigstens, durch eine zu schwache Spannung des Kardiographen.

Am Kardiogramm findet sich kein Anzeichen vom Augenblick, in welchem die Atrioventricularklappen geschlossen werden. Dagegen tritt oft der Zeitpunkt der Eröffnung der Semilunarklappen deutlich hervor, indem nämlich diese am ersten Wendepunkt des Kardiogramms, da wo der aufsteigende Schenkel in das Plateau übergeht, erfolgt (Fig. 54, *b*). Das Zeitintervall zwischen dem Fusspunkt und dem ersten Wendepunkt der Kardiogramms stellt also in diesen Fällen die Anspannungszeit der Kammer dar.

Um den Moment des Schlusses der Semilunarklappen am Kardiogramm zu bestimmen, hat man die Herztöne auskultiert und dieselben am Kardiogramm mittelst eines elektrischen Signals markiert. Die Genauigkeit dieser Methode ist indessen nicht gross, und nach den hierher gehörigen Beobachtungen kann man nur soviel mit Sicherheit sagen, dass der zweite Herzton irgendwo im Verlauf des absteigenden Astes des Kardiogrammes erscheint. Man hat daher durch andere Methoden versucht, diesen Moment zu bestimmen.

Am Menschen haben Hürthle und Einthoven in verschiedener Weise die Herztöne durch geeignete Einrichtungen automatisch registriert und dabei gefunden, dass der zweite Herzton etwa 0,02 Sekunden nach dem Beginn des steilen Abfalles erscheint (Hürthle).

Endlich hat man durch gleichzeitige Aufzeichnung des Herzstosses und des Pulses das vorliegende Problem zu lösen versucht (Edgren).



Figur 54. Synchronisch geschriebene Kurven des Herzstosses (die untere Linie) und des Carotispulses (die obere Linie), nach Edgren.

Da die Pulswelle eine gewisse Zeit braucht, um sich von der Aortenwurzel bis zum untersuchten Arterienpunkt fortzupflanzen, muss man diese Zeit abziehen und findet dann, dass die in unseren Herzstosskurven mit *f* bezeichnete Erhebung ganz genau mit einer an der Pulskurve längst als Dikrotie bekannten Erhebung zusammenfällt. Diese Erhebung steht aber, wie wir später sehen werden, mit der Spannung der Semilunarklappen in einer sehr nahen Beziehung. Auf Grund dessen scheint es berechtigt zu behaupten, dass die betreffende Erhebung *f* am Kardiogramm in der That von der Spannung der Semilunarklappen herrührt.

Damit habe ich nicht behaupten wollen, dass die Klappen erst dann geschlossen werden; denn dass dies viel früher stattfindet, ist durch den Vergleich der Druckkurven der Kammer und der Aorta erwiesen. Dagegen ist es nicht unwahrscheinlich, dass eine Weile nach dem geräuschlos erfolgten Klappenschluss die Klappen von dem jetzt mit starkem Ueberdruck wirkenden Aortenblute gespannt werden und also den zweiten Herzton erzeugen.

An einem typischen Kardiogramm können wir also den folgenden Punkten eine bestimmte Deutung erteilen: Vorhofssystole, Anfang der Kammersystole, *b* Öffnung der Semilunarklappen, Anfang der Erschlaffung, *f* Spannung der Semilunarklappen. Ich bemerke jedoch, dass die Form des Kardiogrammes nicht immer zu schliessen erlaubt, ob dasselbe ein typisches ist oder nicht. In den meisten Fällen wird man sich wohl

durch eine gleichzeitige Registrierung des Carotispulses helfen können, wenn man nicht die komplicierten Vorrichtungen, durch welche die Herztöne automatisch registriert werden können, zu seiner Verfügung hat.

§ 6. Die zeitlichen Verhältnisse der Herzbewegung.

Die Dauer der Kammersystole wird in verschiedener Weise abgegrenzt. Der Beginn wird immer von dem steilen Anstieg des Kardiogrammes oder der Druckkurve, bezw. vom Anfang des ersten Herztones gezählt. Das Ende wird aber in verschiedener Weise bestimmt, entweder am Beginn der steilen Druckabnahme oder am Punkte, wo die Kurve ihren tiefsten Stand erreicht, oder wenn der zweite Herzstoss gehört wird. Die hierdurch entstandenen Differenzen sind aber nur geringfügig und haben im grossen und ganzen keine weitere Bedeutung.

Trotz recht bedeutender Schwankungen der Pulsfrequenz zeigt jedoch die Dauer der Kammersystole nur sehr geringe Variationen. Bei Schwankungen der Pulsfrequenz zwischen 32 und 124 Schlägen pro Minute variiert die Dauer der Systole nur zwischen 0.382 und 0.190 Sekunden (Mensch). Auch bei Tieren, an welchen die Pulsfrequenz durch Reizung der hemmenden oder der beschleunigenden Nerven (vgl. § 12) innerhalb weiter Grenzen verändert wird, wird die Dauer der Systole nur wenig verändert, während die der Diastole erhebliche Schwankungen darbietet. Wir können also sagen, dass die Variationen der Pulsfrequenz bei einem und demselben Individuum sowie bei verschiedenen Individuen derselben Gattung der Hauptsache nach durch Variationen in der Dauer der Diastole stattfinden.

§ 7. Die Füllung des Herzens während der Diastole.

Die wichtigste Ursache zur Füllung des Herzens bei der Diastole liegt ohne Zweifel in der Beschleunigung, die das Herz bei seiner Systole dem Blut gegeben hat. Da aber das Blut während seiner Strömung durch die Gefässe sehr grossen Hindernissen begegnet, ist die zurückbleibende Triebkraft verhältnismässig gering, und accessorische Mechanismen spielen daher eine bemerkenswerte Rolle.

Ein wichtiger derartiger Mechanismus ist die in der Brusthöhle stattfindende Saugung (vgl. Kap. IX). Auf die grossen Venen ausserhalb der Brusthöhle wirkt fast der gesamte Luftdruck ein. Freilich wird ein kleiner Teil derselben von der Haut u. s. w. getragen. Indes kann als sicher angenommen werden, dass der Luftdruck auf die extrathorakalen Venen grösser ist als der Druck, welcher auf die Organe der Brusthöhle durch die Lungen hindurch ausgeübt wird. Infolgedessen werden bei statischer Stellung des Brustkastens die intrathorakalen Venen und das Herz selbst in einem gewissen Grade ausgedehnt.

Bei der Exspiration nimmt der negative Druck in der Brusthöhle ab und die intrathorakalen Venen und die Vorhöfe werden weniger ausgedehnt: die Rückströmung des Blutes in die Brusthöhle wird erschwert.

Ganz anders bei der Inspiration. Hier nimmt der negative Thoraxdruck zu und zwar in einem bestimmten Verhältnis zu der Tiefe der Inspiration und dem Umfang der

Lungenerweiterung. Diese Zunahme des negativen Druckes findet während der ganzen Inspiration kontinuierlich statt; bei der Inspirationsbewegung wird eine kontinuierliche Erweiterung der intrathorakalen Venen und der Vorhöfe und also eine direkte Ansaugung des Blutes von den Venen zu dem Herzen erscheinen. Diese Ansaugung erstreckt sich unter Umständen auch auf die entferntesten Venen.

Bei einer statischen Inspirationsstellung ist zwar die Rückströmung des Blutes zum Herzen begünstigt, eine direkte Ansaugung kann aber hier nicht erfolgen, weil eine solche voraussetzt, dass die Vorhöfe kontinuierlich durch äussere Kräfte erweitert werden, was bei einer statischen Stellung der Brustwand nicht der Fall ist.

Wenn der Luftdruck innerhalb der Brusthöhle in einem genügenden Grade gesteigert wird, so wird hierdurch die Rückströmung des Blutes nach dem Herzen gehemmt, der Kreislauf hört auf und der Tod kann erfolgen, wenn die abnorme Drucksteigerung im Thorax zu lange dauert.

Ferner übt das Herz selbst bei seiner Systole einen begünstigenden Einfluss auf die Rückströmung des Blutes aus. Während derselben wird nämlich das Volumen der Kammer genau so viel kleiner, als das Volumen der ausgetriebenen Blutmenge beträgt. Dieses Blut wird teilweise von den intrathorakalen Arterien und den Lungengefässen aufgenommen, teilweise verlässt es aber die Brusthöhle. Die Folge davon ist, dass der Inhalt derselben geringer wird. Dies ruft seinerseits eine Ansaugung in der Brusthöhle hervor, welche teils bewirkt, dass bei offener Stimmritze Luft in die Lungen hineingezogen wird (kardiopneumatische Bewegung), teils auch eine Einsenkung der Brustwand hervorruft, teils endlich seinen Einfluss auf die intrathorakalen Venen erstreckt, wodurch Blut in dieselben angesaugt wird.

Endlich hat man nachgewiesen, dass das Herz selbst bei seinem Übergang in die Diastole eine Ansaugung auf das Blut ausübt. Unter Anwendung eines Minimumventils haben Goltz und Gaule und andere bei geöffnetem Brustkasten in der linken Kammer beim Hund einen negativen Druck von 100 bis auf 320 mm Wasser und in der rechten Kammer einen solchen von 10—400 mm Wasser beobachtet. Auch in den Vorhöfen kann unter denselben Umständen (geöffnetem Brustkasten) ein negativer Druck nachgewiesen werden (de Jager u. a.).

Es gelingt aber nur bei kräftig arbeitenden Herzen, eine solche Ansaugung zu demonstrieren. Wenn die Herzbewegung schwach ist und das Herz sich bei der Zusammenziehung nicht mehr gut entleert, nimmt die Saugwirkung beträchtlich ab. Welche Kräfte es sind, die diese Ansaugung zu stande bringen, ist noch nicht völlig aufgeklärt; mehrere Bedingungen, welche alle selbstverständlich im Herzen selbst liegen, können hier mitwirken, und es ist bei dem Stande unseres heutigen Wissens nicht möglich, ihre relative Bedeutung mit irgend welcher Bestimmtheit festzustellen. Wir werden sie daher nicht näher erörtern.

§ 8. Die Kraft und Arbeit des Herzens.

a. Die Kraft des Herzens.

Wir haben bereits gesehen, dass die linke Kammer bei ihrer Systole das Blut gegen einen Druck von 150 mm Hg und mehr hinauszutreiben vermag. Auf der inneren Wand der Kammer lastet also ein Druck von dieser Grösse. Da die Kammer sich dessenungeachtet zusammenziehen kann, muss ihre Kraft überall genügen, um dem betreffenden Maximaldruck das Gleichgewicht zu halten. Mit anderen Worten, die Kraft jedes Quadratcentimeters der inneren Oberfläche der linken Kammer ist der Schwere einer Quecksilbersäule von 1 qcm Basis und einer dem in Hg gemessenen Maximaldruck entsprechenden Höhe gleich. Nehmen wir an, dass der Maximaldruck etwa 200 mm Hg beträgt, so ist die Kraft der linken Herz-

kammer für jeden Quadratcentimeter ihrer inneren Oberfläche 200 mm × 100 qmm × 13.6 = 272 g. Es ist kaum von Nutzen, die gesamte Kraft der linken Kammer zu berechnen, da es nicht möglich ist, mit genügender Genauigkeit die Grösse ihrer inneren Oberfläche bei maximalem systolischem Druck zu bestimmen.

Da, wie wir schon gesehen haben, der Druck in der rechten Kammer etwa $^2/_5$ des der linken ist, würde die Kraft der rechten Kammer pro Quadratcentimeter innere Oberfläche $= {}^2/_5 \times 272 = 109$ g sein.

b. Die Arbeit der Herzkammern.

Nach Torricelli's Theorem ist die Geschwindigkeit v einer durch einen gewissen Flüssigkeitsdruck in Bewegung versetzten Flüssigkeit, die durch ein Loch im Boden des Gefässes ausströmt,

$$v = \sqrt{2\,gH},$$

wo g die Acceleration der Schwerkraft bezeichnet.

Die lebendige Kraft LK dieser Flüssigkeit ist

$$LK = \frac{1}{2}\,mv^2$$

oder, wenn wir den Wert für v^2 aus (1) einsetzen $= mgH$, wo m die Masse der Flüssigkeit bezeichnet. Die Masse aber bedeutet das Gewicht eines Körpers durch die Acceleration der Schwerkraft g. Wir erhalten also, da $p = mg$ das Gewicht des Körpers ist,

$$\frac{1}{2}\,mv^2 = mgH = pH.$$

Wenn wir annehmen, dass die Kammer keinen äusseren Widerstand zu überwinden hätte, sondern dass das Blut frei ausströmte, so würde ihre Arbeit A demnach

$$A = \frac{mV^2}{2} = \frac{pV^2}{2g} = pH,$$

wo V die Geschwindigkeit bezeichnet, welche das Blut unter dem Einfluss einer der Kraft des Herzens entsprechenden Druckhöhe H erhalten sollte.

Nun muss aber die Herzkammer das Blut unter einem grossen Widerstand hinaustreiben, so dass nur ein Teil der Herzkraft dazu verwendet wird, dem Blut eine gewisse Geschwindigkeit zu erteilen. Dieser Teil der Herzarbeit ist, den oben dargestellten Betrachtungen gemäss,

$$\frac{1}{2}\,mv^2 = \frac{pv^2}{2g} = ph,$$

wo v die Geschwindigkeit bedeutet, mit welcher die während der Systole ausgetriebene Blutmenge in die Aorta, bezw. in die Lungenarterie strömt, und h die Druckhöhe, welche einer ohne Widerstand ausströmenden Flüssigkeit die Geschwindigkeit v giebt.

Der Teil der Herzarbeit, welcher zur Überwindung des Widerstandes verbraucht wird, ist also die Differenz zwischen der ganzen Arbeit und der soeben bestimmten, nämlich

$$pH - ph = p\,(H - h) = pR.$$

Dieser Widertand R ist dem mittleren arteriellen Druck gleich. Die Arbeit jeder Herzkammer wird also durch folgende Formel ausgedrückt:

$$A = pR + \frac{pv^2}{2g}.$$

Um z. B. die Arbeit der linken Kammer zu berechnen, müssen wir also den Druck und die Geschwindigkeit des Blutes in der Aorta, sowie die bei jeder Systole herausgetriebene Blutmenge bestimmen.

Über die Grösse des Blutdruckes und die Geschwindigkeit des Blutes in der Aorta werde ich im folgenden Abschnitt näher berichten und schicke nur voraus, um unsere Rechnung ausführen zu können, dass der Druck auf etwa 150 mm Hg und die Geschwindigkeit auf etwa 0.5 m pro 1 Sekunde geschätzt werden können.

Zur Zeit ist es nicht möglich, mit irgend welcher Bestimmtheit anzugeben, wie gross die bei jeder Systole aus dem Herzen ausgetriebene Blutmenge beim Menschen ist. Man hat versucht, diese Quantität aus der vom Säugetierherzen ausgetriebenen Blutmenge zu berechnen. Die an diesen gemachten Bestimmungen sind aber zum grossen Teil entschieden unrichtig, da sie nach prinzipiell fehlerhaften Methoden ausgeführt sind. Es liegen jedoch einige Bestimmungen vor, welche Werte ergeben haben, die annähernd richtig sein dürften.

Da aber diese Bestimmungen nur wenig zahlreich sind, ist es zur Zeit nicht möglich, aus denselben eine für den Menschen gültige Berechnung auszuführen. Auch weichen die Resultate, welche verschiedene Autoren bei einer derartigen Berechnung erhalten haben, sehr beträchtlich von einander ab, von einem Minimum von 45 g bis auf ein Maximum von 188 g. Jedenfalls erscheint es am wahrscheinlichsten, dass das Pulsvolumen des Menschen etwa 50—100 g beträgt.

Wenn wir diese Werte in die oben angeführte Formel einsetzen, so erhalten wir als Grenzwerte für die Arbeit, welche notwendig ist, um die Blutmenge gegen den Aortadruck auszutreiben

$$50 \times 0.150 \times 13.6\ ^{1}) = 102.0 \text{ gm}$$
$$\text{oder } 100 \times 0.150 \times 13.6 = 204.0 \text{ gm}.$$

Die Arbeit, die der ausgetriebenen Blutmasse eine Geschwindigkeit von 0.5 m erteilt, beträgt bezw. $\frac{50 \times 0.5^2}{2 \times 9.8} = 0.64$ oder $\frac{100 \times 0.5^2}{2 \times 9.8} = 1.28$ gm. Die Gesamtarbeit der linken Kammer bei ihrer Systole wäre also 102.64—205.28 gm.

Wir sehen, dass die Arbeit der Kammer zum weit grössten Teil dazu benutzt wird, den Widerstand im Gefässsystem zu überwinden, und dass nur ein ganz kleiner Teil dazu gebraucht wird, der Blutmasse die stattfindende Geschwindigkeit zu erteilen. Und dies Ergebnis ist vollständig sicher, trotz der sehr willkürlichen Zahlen, die wir unserer Berechnung zu Grunde gelegt haben, denn auf das gegenseitige Verhältnis der beiden Faktoren übt die systolisch herausgetriebene Blutmenge keinen Einfluss, und auch dann, wenn wir die Blutgeschwindigkeit in der Aorta viel grösser und den Blutdruck daselbst viel geringer schätzen, so wird dennoch der Faktor pR vielmal grösser als der Faktor $\frac{pv^2}{2g}$.

Für die rechte Kammer besitzen wir gar keine Bestimmungen über die bei der Systole herausgetriebene Blutmenge. Indessen können wir voraussetzen, dass das Pulsvolumen derselben dem der linken Kammer gleich kommt. Denn die linke Kammer treibt ja das Blut durch die Gefässe des grossen Kreislaufs nach dem

[1]) Spezifisches Gewicht des Quecksilbers.

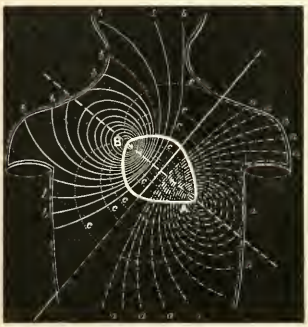
rechten Vorhof, und die rechte Kammer treibt es durch die Lungen nach dem linken. Würden die beiden Kammern im allgemeinen — wir sehen hier von zufälligen Störungen ganz ab — nicht ebensoviel Blut bei der Systole oder in der Zeiteinheit hinaustreiben, so wäre die natürliche Folge davon die, dass das Blut sich irgendwo im Gefässsystem stauen würde, was ja bekanntlich nicht der Fall ist. Unter der Annahme, dass der Druck in der Lungenarterie $^2/_5$ des Aortendrucks ist, erhalten wir für die Arbeit der rechten Kammer $^2/_5 \times 102.64 = 41.06$ gm bezw. $^2/_5 \times 205.28 = 82.11$ gm.

Wie die Arbeit des Herzens von Vorgängen in den Gefässen und von der Blutfüllung der Gefässhöhle abhängig ist, werden wir im Zusammenhang mit der Darstellung der Blutbewegung in den Arterien näher erörtern.

§ 9. Die Eigenschaften des Herzmuskels.

a. Die Natur der Herzkontraktion.

Wenn man die Kontraktionskurve eines blutleeren Herzens graphisch registriert, so bemerkt man eine unverkennbare Ähnlichkeit mit einer gewöhnlichen von einem einzigen Reiz hervorgerufenen Muskelzuckung. Im Aktionsstrom des Herzens (vgl. S. 46) haben wir ein Mittel, diese Folgerung näher zu prüfen. Man kann diese Untersuchung auch am Menschen ausführen, wenn man symmetrische Punkte seiner Körperoberfläche mit einem Galvanometer verbindet. Die bei der Herzthätigkeit stattfindenden elektrischen Ströme verbreiten sich nämlich nach den gewöhnlichen Gesetzen durch den ganzen Körper (vgl. Fig. 55). Figur 56 stellt die Aktionsströme des Menschenherzens dar; sie ist aus den Ausschlägen des Kapillarelektrometers konstruiert: ein Ausschlag nach oben bedeutet, dass die Herzbasis negativ im Verhältnis zur Herzspitze ist. Mit der starken Erhebung (R) beginnt die Kammerkontraktion; ihr folgt ein negativer Ausschlag (S), Spitze negativ gegen die Basis, und endlich nach einer Weile ein zweiter positiver Ausschlag (T), Basis negativ gegen die Spitze. Aus der Kurve der elektrischen Schwankungen können wir schliessen, dass die Kontraktion an der Kammerbasis beginnt, sich von dort nach der Spitze fortpflanzt; eine Zeit lang (der Abschnitt zwischen S und T) ist die Kammer in allen ihren Teilen gleichmässig kontrahiert, und Basis und Spitze zeigen keine Potentialdifferenz. Die Kontraktion hört aber früher an der Spitze als an der Basis auf — was aller Wahrscheinlichkeit nach mit dem in sich zurückkehrenden Verlauf der Muskelfasern zusammenhängt — und die Basis wird wiederum negativ gegen die Spitze. Das Zeitintervall zwischen R und T ist etwa 0.3—0.4 Sekunden, was der Dauer einer Kammersystole ziemlich gut entspricht.



Figur 55. Schematische Darstellung der durch die Aktionsströme des menschlichen Herzens bedingten Spannungsverteilung, nach Waller.

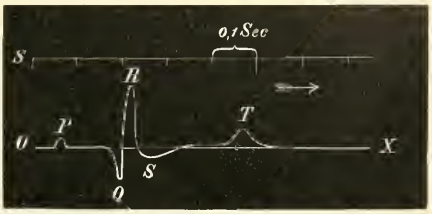
Aus diesem allen geht in der That hervor, dass die Kammersystole einer einfachen Muskelzuckung gleichzustellen ist und nicht als eine summierte Zuckung aufgefasst werden kann (Näheres vgl. Kap. XV).

Vor diesen, der Kammerkontraktion entsprechenden elektrischen Schwankungen hat man auch einen kleinen zweiphasischen Aktionsstrom beobachtet (Fig. 56, PQ), der aller Wahrscheinlichkeit nach von der Vorhofskontraktion bedingt ist. Derselbe dauert nur etwa 0.12—0.17 Sekunden (Einthoven).

b. Verhalten des Herzmuskels bei direkter Reizung.

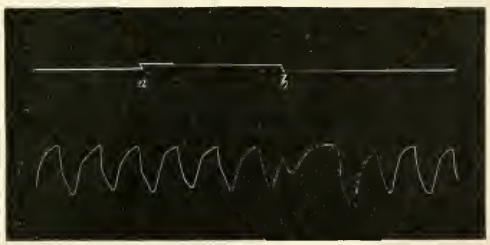
Der Herzmuskel zeigt die bemerkenswerte Eigentümlichkeit, dass er, auch wenn er von schnell nacheinander folgenden Reizungen getroffen wird, nicht zu einer stärkeren Zusammenziehung als bei einer einzelnen Reizung gebracht werden kann.

Bei derartiger Reizung gerät das Säugetierherz, wenn die Reizung nicht sehr schwach ist, in einen eigentümlichen Zustand: die Kontraktionen sind nicht mehr koordiniert, es entstehen keine ordentlichen Systolen, sondern statt dessen treten in den beiden Kammern wogende und wühlende Bewegungen auf, die Herzmuskelfasern spannen sich nicht wie sonst gegenseitig; wegen dieser Inkoordination der Bewegung ist die Kammerwand ganz schlaff und es wird kein Blut aus der Kammer herausgetrieben. Wenn dieser Zustand einmal erschienen ist, kann das Hundeherz nur in Ausnahmefällen nach Schluss der Reizung wieder zu regelrechter Schlagfolge gebracht werden.



Figur 56. Schematische Darstellung der Aktionsströme des menschlichen Herzens, nach Einthoven.

Als eine weitere Eigentümlichkeit des Herzmuskels sei noch erwähnt, dass derselbe während seiner Kontraktion bis zum Maximum der Verkürzung unerregbar ist, d. h. alle Reize, welche ihn während dieser Periode treffen, bleiben ohne Wirkung (Marey). Erst nach erreichtem Kontraktionsmaximum wird der Herzmuskel wieder erregbar, und eine dann zugeführte Reizung ruft nun eine Extrakontraktion hervor. Diese ist um so grösser, je später in der Diastole die Reizung stattfindet. Nach dieser Extrakontraktion erscheint eine längere („kompensatorische") Pause als gewöhnlich, und die erste nach dieser Pause folgende Zusammenziehung ist beträchtlich verstärkt. Je kleiner die Extrakontraktion, um so grösser ist die nach der Pause folgende, und umgekehrt. Nach der interkurrenten Reizung und der davon hervorgerufenen Extrakontraktion tritt also eine Kompensation ein, wodurch sowohl die Frequenz der Herzschläge als auch die Grösse der Herzarbeit konserviert wird (vgl. Fig. 57).



Figur 57. Direkte Reizung des isolierten Katzenherzens, nach Langendorff. Von links nach rechts zu lesen; Systole nach abwärts. Die Reizung bei *a* im Anfang der Systole bleibt unwirksam. Die Reizung bei *b*, mitten in der Diastole, hat eine Extrazuckung zur Folge. Man erkennt weiter die kompensatorische Pause und ferner auch die beträchtliche Verstärkung, welche die dieser Pause zunächst folgende Systole zeigt.

c. Die Ernährung des Herzmuskels.

Wie alle anderen Organe des Körpers braucht auch das Herz eine genügende Blutzufuhr, um leistungsfähig zu bleiben. Wenn die Blutzufuhr zum Herzen abgeschnitten wird, so erlischt endlich seine Leistungsfähigkeit. Jedoch ist das Herz lange nicht

in dem Grade von der Blutzufuhr abhängig, wie man es sich früher vorgestellt hat. Man hatte nämlich gefunden, dass das Hundeherz, wenn ein grösserer Ast der linken Kranzarterie oder auch die rechte abgeklemmt wurde, nach einer kurzen Zeit dieselben wogenden Bewegungen zeigte, welche oben bei der elektrischen Reizung erwähnt worden sind. Ja man behauptete sogar, dass dasselbe auch dann zu beobachten wäre, wenn die Ligatur gelöst würde, bevor die fibrillären Zuckungen sich eingestellt hatten (Cohnheim und v. Schulthess-Rechberg).

Obschon die Arterien des Herzens nicht miteinander anastomosieren und also ein gewisser Bezirk des Herzmuskels nach Abklemmung der entsprechenden Arterie blutleer wird, so lässt es sich doch schwer fassen, wie die Herzkammern in ihrer Gesamtheit zufolge der Ernährungsstörung eines umschriebenen Teiles in einem so hohen Grade leiden konnten, dass der Herzschlag vollständig und dazu noch innerhalb einer so kurzen Zeit aufhören sollte.

So ist dies auch nicht der Fall. Man kann in der That die Blutzufuhr zu den Herzkammern für eine viel längere Zeit aufheben, ohne dass das Herz infolge davon stirbt. Daraus folgt, dass die Ligatur der Kranzarterien an und für sich bei der betreffenden Erscheinung nicht bestimmend ist und dass diese vielmehr in gleichzeitigen Läsionen der Herzwand ihren Grund haben muss. Das blossgelegte Säugetierherz und ganz besonders das Hundeherz ist nämlich für alle mechanischen Eingriffe ausserordentlich empfindlich. Eine unvorsichtige Behandlung desselben ruft sehr leicht ganz dieselben Störungen, wie die eben besprochenen, hervor, ohne dass das Blut dabei in seiner Strömung auch nur im geringsten Grade behindert worden ist. Wenn aber die Blutzufuhr für eine längere Zeit aufgehoben ist, so ist es selbstverständlich, dass das Herz sterben muss, obgleich es gelingt, ein Herz, das 10 Minuten und länger aus der Cirkulation ausgeschaltet gewesen ist, durch Speisung mit arteriellem Blut wieder zu beleben und zu kräftigen Kontraktionen anzuregen.

§ 10. Die intrakardialen Herzcentren.

Bei den warmblütigen Tieren entwickeln sich von den beiden Abteilungen des aus den Herzästen des Vagus und des Sympathicus gebildeten Plexus cardiacus unter anderen direkte Zweige nach der Wand der Vorhöfe sowie die Plexus coron. dext. und sin. Die Nervenfäden dieser Geflechte sind mit zahlreichen Ganglien versehen, und auch die aus denselben auf die Vorhöfe und Kammern ausstrahlenden Zweige sind von kleinen Ganglien durchsetzt.

Am Herzen selbst sind Ganglienzellen in folgenden Lokalitäten gefunden worden: in den Vorhöfen teils um die Öffnungen der grossen Venen herum, teils in der Peripherie der Scheidewand, teils auch, obgleich in geringerer Zahl, in der äusseren Wand; an der Atrioventricular grenze, insbesondere an der Umrandung der Aorta und der Pulmonalis im Niveau ihrer Semilunarklappen; im obersten Teil der Kammern.

Das Herz der warmblütigen Tiere besitzt ganz wie das der kaltblütigen die Eigenschaft, ganz unabhängig vom centralen Nervensystem Arbeit zu leisten. Am schönsten wird dies dadurch nachgewiesen, dass ein vom Körper herausgeschnittenes Herz, wenn es nur mit Blut gespeist wird, eine Stunde und länger am Leben und in voller Leistungsfähigkeit erhalten werden kann.

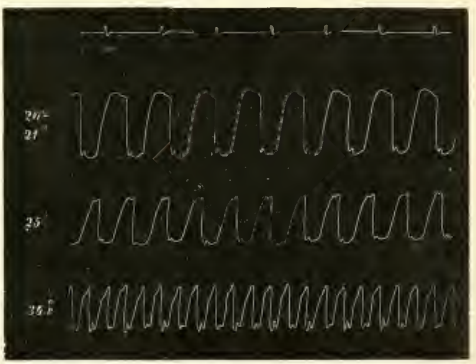
An einem solchen Herzen hat man wichtige Beobachtungen über die Art und Weise gemacht, wie das von dem centralen Nervensystem und von den Gefässen isolierte Herz unter verschiedenen Verhältnissen arbeitet. Bei verschiedener Temperatur wird die Frequenz der Herzschläge in der Weise verändert, dass sie bei

höherer Temperatur grösser, bei niederer geringer wird, so ist z. B. die Frequenz bei 40° C. viermal grösser als bei 15° C. Mit der Abnahme der Frequenz steigt der Umfang der Kontraktionen, und zu gleicher Zeit wird ihr Zuckungsverlauf träger und ausgedehnter (s. Fig. 58).

Die Blutmenge, welche die linke Kammer bei jeder Systole hinaustreibt, ist vom venösen Zufluss bedingt: je grösser dieser ist, um so mehr Blut wird vom Herzen herausgetrieben, jedoch wächst die herausgetriebene Blutmenge nicht dem venösen Zufluss proportional, sondern langsamer.

Eine noch grössere Lebenszähigkeit als die Kammern besitzen die Vorhöfe. Beim Sterben des Herzens stellt zuerst die linke Kammer, dann die rechte ihre Bewegungen ein. Die Vorhöfe fahren noch lange fort zu schlagen, und zuletzt hören die Pulsationen des rechten Vorhofes auf.

Man kann die Kammern von den Vorhöfen physiologisch abtrennen, indem man um die Vorhofswand, der Kammergrenze so nahe wie möglich, eine Ligatur anlegt, dieselbe kräftig anzieht und dann löst; noch vollkommener wird dasselbe mittelst eines kleinen in die Vorhöfe eingeführten, durchlöcherten Stabes erzielt, gegen welchen man von aussen auf beiden Seiten entsprechend gekrümmte Schienen anschraubt. Dabei fahren die Kammern ohne Unterbrechung fort zu pulsieren, ihre Pulsfrequenz ist aber etwa um die Hälfte geringer als kurz vorher.



Figur 58. Isoliertes Katzenherz, nach Langendorff. Einfluss der Temperatur des strömenden Blutes. Von links nach rechts zu lesen.

Bei den betreffenden Versuchen ist die Abklemmung ganz nahe der Vorhofsgrenze angebracht gewesen. Da nun ferner alle die Nerven, welche längs der grossen Arterien zum Herzen laufen, centripetal sind (Wooldridge), und ausserdem die erwähnte Erscheinung auch in dem Falle hervortritt, dass die grossen Arterien dicht über dem oberen Rande der Semilunarklappen abgequetscht sind, so folgt, dass der abgetrennte Teil des Herzens, d. h. die Kammern und ein ganz kleiner Teil der Vorhöfe in sich selbst alle Bedingungen einer rhythmischen Thätigkeit besitzen, obgleich, soweit unsere Erfahrungen jetzt reichen, die isolierte Herzabteilung niemals dieselbe Pulsfrequenz wie das unversehrte Herz erreicht.

Inwiefern die Pulsationen des Herzens von dem Herzmuskel selbst oder von Ganglienzellen ausgelöst werden, darüber differieren noch die Ansichten. Da aber im abgetrennten Herzteil thatsächlich Ganglienzellen vorkommen, kann die erstere Annahme in keinem Falle als bewiesen angesehen werden.

§ 11. Die Fortpflanzung der Erregung durch das Herz.

Die soeben besprochene Eigenschaft der Herzkammern scheint unter normalen Verhältnissen keine weitere Bedeutung zu haben, denn beim normalen Herzschlag kontrahieren sie sich immer nach den Vorhöfen und die Frequenz der Schlagfolge wird nicht durch die Kammern, sondern von dem sich zuerst kontrahierenden Herzteil bestimmt. Der Herzschlag wird also durch die Kontraktion der grossen Venen, welche in die Vorhöfe münden, eingeleitet — ich lasse es unentschieden, ob dies gerade bei ihrer Vereinigung mit den Vorhöfen oder etwas weiter davon geschieht. Von dieser Stelle breitet sich die Erregung über die Vorhöfe aus und von diesen auf die Kammern.

Inwiefern diese Ausbreitung muskulär oder unter der Mitwirkung von Nervenfasern stattfindet, darüber sind die Akten noch nicht geschlossen. Anatomisch sind beide Möglichkeiten vorhanden, denn einerseits weiss man, dass das ganze Myocard von Nervennetzen um- und durchsponnen ist, und andererseits hat man auch bei den Säugetieren zwischen Vorhöfen und Kammern direkte muskuläre Verbindungen nachgewiesen (Kent).

§ 12. Die centrifugalen Herznerven.

In mannigfacher Weise wird die Thätigkeit des Herzens durch Impulse geregelt, welche dem Herzen von den nervösen Centralorganen zugeführt werden. Vom Herzen gehen aber auch centripetale Nerven aus, welche sowohl das Herz selbst, als auch die Gefässe reflektorisch beeinflussen.

Die Herznerven entstammen dem Vagus und dem Sympathicus. Hinsichtlich ihres Verlaufes sei auf die anatomischen Lehrbücher verwiesen; physiologisch wichtige Einzelheiten werden im Zusammenhang mit der Darstellung der Wirkungen dieser Nerven besprochen werden.

a. Die hemmenden Herznerven.

Wenn man den Vagus am Halse durchschneidet und dessen peripheren Stumpf mit tetanisierenden Induktionsströmen reizt, so kommt je nach der Stärke der Reizung eine Verlangsamung der Schlagfolge oder ein diastolischer Herzstillstand zum Vorschein. Der Vagus hemmt also die Herzbewegungen. Diese wichtige Entdeckung verdanken wir den Gebrüdern E. H. und E. F. Weber (1845).

Wenn an einem Tiere die beiden Vagi durchschnitten werden, so stellt sich sogleich eine mehr oder weniger beträchtliche Zunahme der Pulsfrequenz dar. Unter normalen Verhältnissen wird also vom centralen Nervensystem aus durch den Vagus eine stetige Hemmung auf das Herz ausgeübt und infolge davon schlägt das Herz langsamer, als es sonst thun würde.

Der Vagus beeinflusst aber nicht allein die Frequenz der Herzschläge, auch die Stärke derselben wird bei der Vagusreizung verändert, ja unter Umständen kann es sich ereignen, dass die Pulsfrequenz bei der Vagusreizung ganz unverändert bleibt, während die Kontraktionen

immer kleiner werden. Auch erschlafft das Herz während der Diastole mehr als sonst, d. h. der Vagus kann sowohl die Stärke der Herzkontraktion als auch den Tonus des Herzmuskels herabsetzen (Heidenhain, Gaskell).

Betreffend die Art und Weise, in welcher der Vagus auf die verschiedenen Abteilungen des Säugetierherzens einwirkt, liegen folgende Erfahrungen vor. In Bezug auf die Vorhöfe wird einstimmig angegeben, dass bei der Vagusreizung vor allem die Stärke ihrer Kontraktionen abnimmt, und es kann sogar eintreffen, dass trotz einer mehr oder weniger beträchtlichen Abnahme der Kontraktionsgrösse der Rhythmus der Vorhofskontraktionen ganz unverändert bleibt. Dagegen ruft die Vagusreizung nie eine Frequenzabnahme ohne gleichzeitige Abnahme der Kontraktionsgrösse hervor.

Wie sich die Kammerkontraktionen verhalten, darüber gehen die vorliegenden Angaben ziemlich weit auseinander. Es scheint jedoch ziemlich sicher zu sein, dass bei schwacher Reizung, wo die Herzschläge in keinem sehr bedeutenden Grade verzögert sind, die Kontraktionen der Kammern stärker als sonst sind, sowie dass bei stärkerer Reizung gleichzeitig mit der bedeutenderen Verzögerung auch die Kontraktionen schwächer werden. Die im ersten Falle auftretende Zunahme braucht nicht eine direkte Wirkung der Vaguswirkung zu sein, denn sie kann auch davon hergeleitet werden, dass bei der langsamen Schlagfolge eine grössere Blutmenge dem Herzen zur Verfügung steht, wozu noch zu bemerken ist, dass zu gleicher Zeit bei der langen Dauer der Diastole (vgl. S. 156) der Blutdruck in den Arterien tiefer als sonst herabsinken muss, und dass also der vom Herzen zu überwindende Widerstand geringer ist.

Die Ursache der durch den Vagus bewirkten Frequenzabnahme, bezw. des Herzstillstandes muss in erster Linie in einer vom Vagus auf die Kammern direkt ausgeübten Einwirkung gesucht werden. Man könnte allerdings auch daran denken, dass die Vorhöfe zum Stillstand gebracht werden und nun auch keine Kammerkontraktion auslösen. Diese Möglichkeit ist aber, was speziell das Säugetierherz betrifft, nicht sehr wahrscheinlich, denn die von den Vorhöfen isolierten Kammern besitzen ja eine so grosse rhythmische Fähigkeit, dass erstere ganz wohl stillstehen könnten, ohne dass die Kammern dadurch ihre Arbeit einzustellen brauchten.

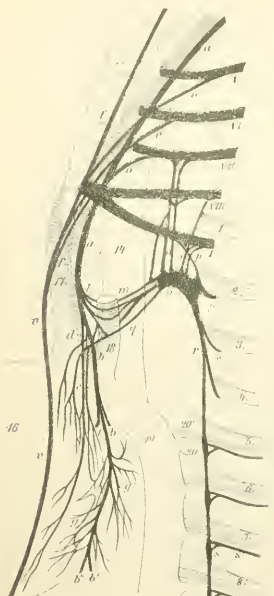
Es kann aber die Vagusverlangsamung noch dadurch zu stande gebracht werden, dass die Fortpflanzung der Erregung von den Vorhöfen zu den Kammern aufgehoben wird. Es finden sich nämlich Fälle, wo bei Vagusreizung die Vorhöfe in schnellerem Rhythmus als die Kammern schlagen und dennoch die Erregbarkeit der letzteren gar nicht herabgesetzt ist.

Eine nähere Kenntnis von der Bedeutung des Vagus erhalten wir durch die elektrischen Erscheinungen im Herzmuskel, welche die Vagusreizung begleiten. Aus Schildkrötenherzen kann man den Vorhof vom Venensinus isolieren, ohne die zu jenem gehenden Nervenfasern zu beschädigen. Der isolierte Vorhof steht eine kürzere oder längere Zeit nach der Trennung still. Leitet man ihn nun von seiner Basis und Spitze, nachdem diese durch Eintauchen in heisses Wasser getötet worden ist, zu einem Galvanometer ab, so beobachtet man den gewöhnlichen Demarkationsstrom mit der beschädigten Stelle, der Spitze, negativ gegen die Basis. Wird jetzt der Vagus gereizt, so verbleibt der Vorhof in Ruhe: im Galvanometer tritt aber eine positive Stromschwankung auf (Gaskell), d. h. die Stärke des Demarkationsstromes nimmt zu. Hieraus folgt, dass bei Reizung des Vagus an einem stillstehenden Herzteil in der

That eine molekuläre Veränderung stattfindet und dass diese als eine elektrische Stromschwankung erscheint, welche ihrem Zeichen nach derjenigen, welche bei der Arbeit des Herzmuskels stattfindet, entgegengesetzt ist (vgl. S. 16).

Welche Vorstellung haben wir uns also von der Wirkung des Vagus auf das Herz zu bilden?

In erster Linie haben wir die Frage zu erörtern, ob der Vagus auf die Nervenzellen des Herzens einwirkt, oder ob er dessen Muskulatur direkt beeinflusst.



Figur 59. Die Herznerven des Hundes, nach Ellenberger und Baum. *a*, vereinigter Vagus und Sympathicus; *b*, Vagus; *c*, Verbindungsfaden zwischen Vagus und dem Gangl. cerv. inf. des Sympathicus; *d*, Rami cardiaci N. vagi; *e*, Plexus cardiacus; *f*, N. recurrens; *g*, *g'*, Plexus pulmonalis; *l*, Gangl. cerv. inf.; *m*, Ansa Vieussenii; *n*, Gangl. thor. prim. (stellatum); *o*, dessen Rami communicantes zu den letzten Halsnerven; *p*, dessen Rami communicantes zu den 1. und 2. Rückennerven; *q*, Ramus cardiacus des Gangl. stellatum; *r*, Grenzstrang des Brustsympathicus; *s*, Rami communicantes zu den Spinalnerven; *s'*, Intercostalnerven; *v*, N. phrenicus. *16*, Herz; *17*, A. anonyma; *18*, A. subclavia sin.; *19*, Aorta.

Wir kennen mehrere Beispiele davon, dass Reizung eines Nerven ohne Vermittlung von Ganglienzellen eine bestehende Kontraktion aufzuheben vermag. Prinzipiell ist also eine direkte Wirkung auf den Herzmuskel nicht ausgeschlossen. Für eine solche sprechen die soeben angeführten Versuche über die elektrischen Erscheinungen bei Vagusreizung. Wenn der Vagus ausschliesslich auf Nervenzellen einwirkte, so wäre diese positive Stromschwankung äusserst schwierig zu erklären, denn wenn der Vagus überhaupt nicht auf den Muskel, sondern nur auf Nervenzellen einwirkt, so dürfte bei jenem auch keine Stromschwankung nachgewiesen werden können.

Ferner zeigt es sich, dass der Herzmuskel, wenn das Herz durch eine genügend starke Vagusreizung zum Stillstand gebracht worden ist, durch direkte elektrische Reizung nicht zu so umfangreichen Kontraktionen als ohne Vagusreizung gebracht werden kann.

Dies alles bestätigt, dass der Vagus in der That die Erregbarkeit des Herzmuskels herabsetzt, ohne dass dadurch mit Bestimmtheit ausgeschlossen ist, dass er auch die Nervenzellen des Herzens beeinflussen kann.

Betreffend die Natur dieser Einwirkung des Vagus ist immer bestimmter die Ansicht verfochten worden, dass der Vagus einen trophischen, nutritiven Herznerven darstellt. Als Stütze einer solchen Auffassung kann angesehen werden, dass die Kraft und Leistungsfähigkeit des Herzens sowie die Fähigkeit des Herzmuskels, eine Erregung fortzupflanzen, nach der Vagusreizung zunehmen; dass die Herzthätigkeit, wenn sie schwach ist, durch die Vagusreizung wesentlich erhöht wird; dass bei dem erstickenden Tiere das Herz länger

schlägt, wenn die Vagi unversehrt sind, als wenn sie vorher durchschnitten waren, u. s. w.

Am deutlichsten geht dieser nutritive Einfluss des Vagus aus den pathologisch-anatomischen Veränderungen hervor, die man nach einseitiger Vagusdurchschneidung am Herzen beobachtet, wenn das Tier eine Zeit lang am Leben erhalten wird. Alle Organe sind ganz normal, mit alleiniger Ausnahme für das Herz, welches atrophische und degenerative Veränderungen, nie aber eine Fettdegeneration zeigt. Je nachdem der rechte oder linke Vagus durchschnitten war, sind diese auf verschiedene Teile der Herzkammern begrenzt (Fantino).

Der Vagus hätte also die Aufgabe, beim Herzmuskel Veränderungen konstruktiver, aufbauender Art hervorzubringen.

Da der Vagus Fasern von dem X. und XI. Nervenpaar enthält, erübrigt zu untersuchen, von welcher Nervenwurzel seine hemmenden Fasern stammen. Hierin gehen jedoch die Angaben sehr auseinander. Während man früher ziemlich allgemein der Ansicht war, dass die herzhemmenden Fasern im N. accessorius austreten, behauptet man in der letzten Zeit sehr bestimmt, dass sie nur dem Vagus entstammen.

b. Die beschleunigenden Herznerven.

Diese entstammen dem Sympathicus (Fig. 59). Sie treten aus dem Rückenmark in den obersten 4. oder 5. (am zahlreichsten in den 2.—3.) Brustwurzeln heraus und verlaufen im Stamme des Sympathicus zum ersten Brustganglion (*a*). Dieses entsendet meist zwei Verbindungszweige zum untersten Halsknoten (*b*) oder zum Vagus (*a*), welche die A. subclavia (*18*) umfassen (Ansa Vieussenii). Entweder vom unteren Halsganglion selbst oder aus der Ansa Vieussenii oder auch gleich unterhalb des letzten Halsknotens aus dem Stamm des Vagus treten die beschleunigenden Herznerven heraus (*q*), um sich nach dem Pl. cardiacus zu begeben. Ausserdem finden sich im Vagus am Halse beschleunigende Herzfasern, wie daraus hervorgeht, dass die Vagusreizung eine Beschleunigung der Herzschläge erzeugt, wenn seine hemmenden Fasern durch Atropinvergiftung gelähmt sind. Die im Sympathicus verlaufenden beschleunigenden Nerven sind von den Physiologen als die NN. accelerantes bezeichnet worden.

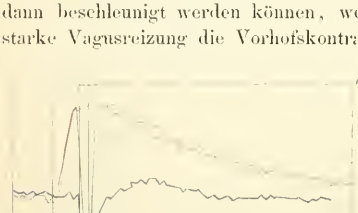
Bei Reizung des Accelerans nimmt die Pulsfrequenz mehr oder weniger zu (v. Bezold, die Gebrüder Cyon), je nachdem die Frequenz vor der Reizung eine kleinere oder grössere gewesen ist. Das absolute Maximum der durch Acceleransreizung erreichbaren Frequenz ist dagegen von der Zahl der Herzschläge vor derselben unabhängig (Baxt).

Nachdem die Reizung aufgehört hat, hinterbleibt eine Nachwirkung, welche ziemlich lange und in günstigen Fällen 2 Minuten und länger andauert.

Durch die Acceleransreizung nimmt beim Hunde der Umfang der Vorhofs- und der Kammerkontraktionen in den meisten Fällen zu. Es kann aber auch geschehen, dass die Kontraktionsgrösse zunimmt, obgleich die Herzfrequenz fast gar nicht beeinflusst wird, und umgekehrt kann eine Beschleunigung ohne Zunahme der Kontraktionsgrösse stattfinden.

Diese variablen Resultate sind wohl dadurch verursacht, dass die zum Herzplexus gehenden Nervenfasern in der That verschiedener Art sind. Pawlow hat nämlich bei Reizung einzelner dieser Fasern teils die Stärke, teils die Frequenz der Herzschläge, und zwar in beiden Richtungen beeinflussen können. Es ist daher möglich, dass wir vier verschiedene Gattungen von Herznerven haben: beschleunigende, verlangsamende, verstärkende und schwächende. Diese Frage ist aber noch lange nicht völlig aufgeklärt, und wir müssen uns daher bis auf weiteres mit diesen allgemeinen Andeutungen begnügen.

Betreffend die gegenseitigen Beziehungen des Vagus und des Accelerans zeigt die Erfahrung, dass ersterer in der Regel den Accelerans überwindet, und dies auch wenn der Vagus mit schwachen, der Accelerans aber mit verhältnismässig starken Strömen gereizt wird (Baxt). Diese Regel ist indes nicht ganz konstant, denn man hat beobachtet, dass die Kammerkontraktionen bei einer Acceleransreizung auch dann beschleunigt werden können, wenn durch eine gleichzeitige, nicht zu starke Vagusreizung die Vorhofskontraktionen aufgehoben sind.



Figur 60. Graphische Darstellung der Pulsfrequenz bei Reizung des Vagus (blau), des Accelerans (rot) und aller beiden Nerven (grün), nach Baxt. Die Reizung des Vagus beginnt 12 Sekunden später (bei *d*) als die des Accelerans (bei *a*).

Jedoch dürfen wir uns nicht vorstellen, dass die Wirkungen der beiden Nerven sich einfach algebraisch summieren. Denn es tritt bei Reizung der beiden Nerven die sehr wichtige Erscheinung auf, dass, auch wenn die Vaguswirkung während der Reizung zum Vorschein kommt, dennoch nach Aufhören der Reizung die dem Accelerans charakteristische Nachwirkung hervortritt (Fig. 60). Die beiden Nerven können also nicht als reine Antagonisten aufgefasst werden, denn in diesem Falle dürfte bei der gleichzeitigen Reizung derselben die Sache sich so gestalten, als ob der Accelerans gar nicht gereizt worden wäre, und dann dürfte die dem Accelerans eigentümliche Nachwirkung nicht erscheinen (Baxt).

Weil diese Nerven keine Antagonisten sind, so müssen sie das Herz an zwei verschiedenen Punkten angreifen.

Wir haben gesehen, dass wir mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit behaupten können, der Vagus beeinflusse die Muskulatur des Herzens direkt, wenn auch die Möglichkeit, dass er auch auf die Ganglien einwirkt, damit nicht ausgeschlossen ist.

Dass der Accelerans, der ja in einer gewissen Beziehung als der „motorische“ Herznerv bezeichnet werden kann, dennoch mit den gewöhnlichen Bewegungsnerven nicht parallelisiert werden darf, ist selbstverständlich. Seine eigentliche Aufgabe besteht darin, die Frequenz der Herzschläge zu vermehren. Wenn die Herzschläge durch die Thätigkeit

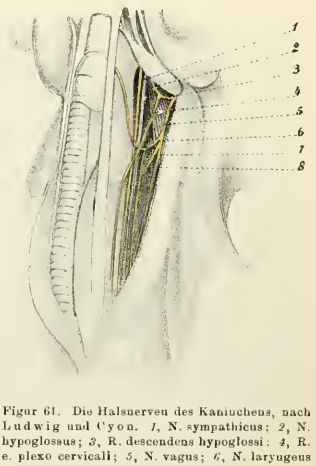
der Ganglienzellen des Herzens ausgelöst werden, so ist es daher nicht gerade unmöglich, dass diese den Angriffspunkt des Accelerans darstellen.

Wie die hemmenden Herznerven scheinen auch die beschleunigenden tonisch erregt zu sein. Dafür spricht die Thatsache, dass eine doppelseitige Ausrottung der untersten Hals- und obersten Brustganglien, bei vorher durchschnittenen Vagi, die Pulsfrequenz ganz unzweideutig herabsetzt.

§ 13. Herzreflexe.

Die centrifugalen Herznerven werden teils von den centripetalen Nerven des Herzens selbst, teils von anderen Nerven aus reflektorisch in Thätigkeit versetzt und die Leistungen des Herzens dadurch in verschiedener Richtung beeinflusst.

An der vorderen, wie an der hinteren Kammerwand verlaufen zahlreiche Nerven, welche bei Reizung ihrer centralen Stümpfe reflektorisch den Blutdruck erhöhen oder senken und die Schlagfolge des Herzens beschleunigen oder verlangsamen (Wooldridge). Das Herz selbst kann also durch seine eigenen centripetalen Nerven Mechanismen in Thätigkeit versetzen, durch welche, je nach dem augenblicklichen Bedürfnis, der Zustand des Kreislaufapparates in der einen oder anderen Hinsicht verändert wird.



Figur 61. Die Halsnerven des Kaninchens, nach Ludwig und Cyon. *1*, N. sympathicus; *2*, N. hypoglossus; *3*, R. descendens hypoglossi; *4*, R. e. plexo cervicali; *5*, N. vagus; *6*, N. laryngeus sup.; *7*, Radix prima und *8*, Radix secunda N. depressoris.

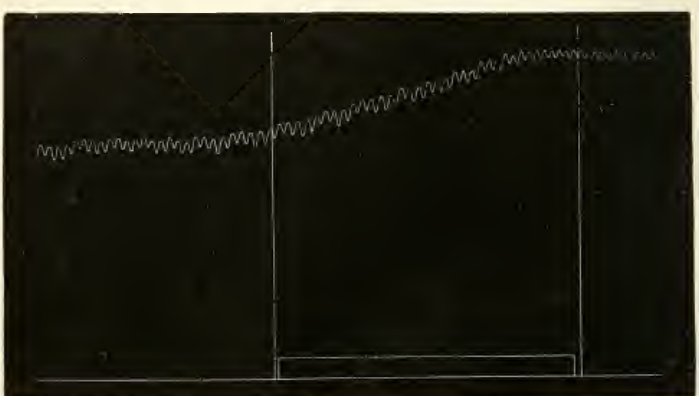
Unter den Nervenstämmen, welche Fasern aus dem Plexus cardiacus enthalten, ist vor allem der beim Kaninchen isoliert verlaufende, von Ludwig und Cyon entdeckte N. depressor zu nennen (Fig. 61). Dieser Nerv verläuft zum Plexus cardiacus und entsteht in der Regel mit zwei Wurzeln, die eine aus dem Halsvagus, die andere aus dem N. laryngeus superior. Reizung seines peripheren Endes hat gar keine Wirkung. Dagegen ruft die Reizung des centralen Endes dieses Nerven eine Drucksenkung und Verlangsamung der Schlagfolge des Herzens hervor (Fig. 62). Wenn die Vagi durchschnitten sind, bleibt letztere aus, die Drucksenkung erscheint aber dessenungeachtet wie vorher. Die Verlangsamung ist also von einer reflektorischen Erregung des Herzvagus, die Druckabnahme noch von einer reflektorischen Erweiterung der Blutgefässe bedingt.

Auch bei anderen Tieren und beim Menschen hat man einen entsprechenden Nerven gefunden.

Betreffend die physiologische Bedeutung des Depressors liegt es nahe anzunehmen, dass er durch starke Erweiterung der Kammer gereizt wird, z. B. wenn der Aortadruck ein sehr hoher ist und die Kammer sich nur schwierig entleert. In diesem Falle werden die Gefässe infolge der Depressorreizung erweitert, und das Herz stösst bei seiner Systole auf einen geringeren Widerstand. Da ferner das Herz durch Reflex auf den Vagus langsamer schlägt, findet es bessere Gelegenheit, sich nach der vorangegangenen Überanstrengung auszuruhen.

Es wird angegeben, dass der Depressor aus zweierlei Fasern besteht, von denen die einen in der Vagusbahn verlaufen und die Gefässerweiterung hervorrufen, während die anderen, welche die Herzhemmungsnerven beeinflussen, die Accessoriusfasern begleiten.

Das Herz scheint keine Nerven zu besitzen, welche bewusste Empfindungen vermitteln; dagegen können von den centripetalen Herznerven aus Reflexe auf die Skelettmuskeln ausgelöst werden.



Figur 62. Blutdruck bei elektrischer Reizung des N. depressor. Von rechts nach links zu lesen. Die Zeit der Reizung ist durch die beiden vertikalen Linien angegeben. [ ] = 10 Sekunden.

Auch von einer grossen Zahl anderer Nerven kann das Herz reflektorisch beeinflusst werden. Wenn der eine Vagus unversehrt ist, bewirkt die centrale Reizung des anderen durchschnittenen Vagus eine Pulsverlangsamung, die verschwindet, wenn der übriggebliebene Vagus durchschnitten wird. Ferner werden die Hemmungsnerven des Herzens durch centrale Reizung des N. laryngeus superior, des Splanchnicus und des Trigeminus reflektorisch erregt.

Eine Beschleunigung der Herzschläge wird durch Aufblasung der Lunge erhalten; auch beim Menschen hat man gefunden, dass jede intrabronchiale Drucksteigerung, wie laute Rede, Gesang, beschleunigte und forcierte Atmung u. s. w. die Herzschläge beschleunigt.

Die Wirkung einer centralen Reizung von sensiblen Nerven sensu strictiori sowie der höheren Sinnesnerven auf das Herz ist zweierlei: entweder erscheint eine Beschleunigung oder eine Verlangsamung (nur der Trigeminus giebt immer eine Verlangsamung); es ist möglich, dass das Ergebnis der Reizung von der Stärke derselben bedingt ist und zwar so, dass bei starker Reizung eine Hemmung, bei schwacher eine Beschleunigung hervortritt.

Obgleich die Herzreflexe noch lange nicht genügend studiert sind, können wir also ziemlich bestimmt behaupten, dass die centrifugalen Nerven,

sowohl die verlangsamenden als die beschleunigenden, von so gut wie allen möglichen centripetalen Nerven reflektorisch beeinflusst werden können.

§ 14. Die Centren der Herznerven.

Über die Lage des Centrums der beschleunigenden Herznerven wissen wir noch nichts Bestimmtes. Da aber eine im oberen Teile des Halsmarkes angebrachte Reizung Beschleunigung der Herzschläge hervorruft, so liegt es nahe, dies Centrum wie die übrigen Centren der vegetativen Verrichtungen des Körpers ins Kopfmark zu verlegen.

Im Kopfmark liegt ganz sicher das Centrum der hemmenden Herznerven; ein Stich in die Mitte des Kopfmarkes, ziemlich weit nach der Seite hin, ruft Verlangsamung und Stillstand der Herzschläge hervor.

Die Herznerven werden auch von dem vor dem Kopfmark liegenden Teile, ja sogar von der Grosshirnrinde aus beeinflusst, wie aus der alltäglichen Erfahrung hervorgeht, dass psychische Zustände, wie Freude, Furcht, Hoffnung u. s. w., die Frequenz der Herzschläge entweder erhöhen oder vermindern können. Dessenungeachtet ist es den meisten Menschen nicht möglich, diese Centren der Herznerven durch den Willen direkt zu beeinflussen.

Die Teile des Gehirns, von welchen die Herzschläge ihrer Frequenz nach in der einen oder anderen Richtung verändert werden können, sind die sogen. motorische Zone der Grosshirnrinde, sowie verschiedene Teile des Hirnstammes.

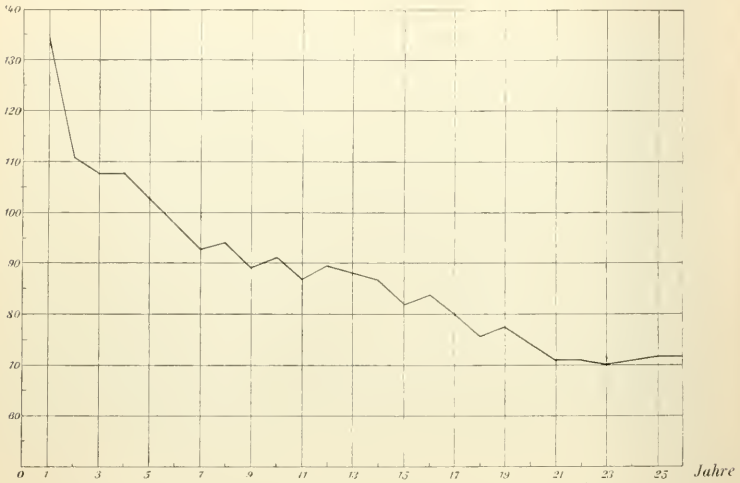
Es ist jedoch wohl nicht richtig, diese Hirnteile als den Sitz wirklicher Centren für die Herznerven aufzufassen. Es scheint mir richtiger, die Grosshirnrinde u. s. w. in Bezug auf ihren Einfluss auf die Herzcentren im Kopfmark letzteren gegenüber als peripherische Organe aufzufassen, von welchen aus die Centren des Kopfmarkes reflektorisch erregt werden, und zwar in derselben Weise, wie sie durch centripetale, aus den übrigen Teilen des Körpers kommende Fasern in Thätigkeit versetzt werden (Franck). Nach dieser Auffassung würde das wirkliche Centrum der hemmenden Herznerven nur im Kopfmark liegen. Es kann von einer Menge in Bezug auf dieses Centrum centripetaler Nerven, von der Haut, vom Herzen selbst, von den Baucheingeweiden, den Lungen, den Sinnesorganen und von verschiedenen Teilen des Gehirns beeinflusst werden.

Endlich übt auch der Blutdruck einen Einfluss auf die Frequenz der Herzschläge aus. Allerdings beobachtet man beim Herzen, das vom Körper völlig isoliert ist, innerhalb der vitalen Druckgrenzen keinen Einfluss auf die Pulsfrequenz von Schwankungen des arteriellen Blutdruckes, und auch die bei grossen Variationen des venösen Druckes hervortretenden Schwankungen in der Pulsfrequenz sind nicht sonderlich gross.

Bei normal stattfindender Cirkulation stellen sich dagegen infolge von Druckschwankungen nicht selten deutliche Variationen der Pulsfrequenz dar, und zwar auch dann, wenn das Herz von jeglichem nervösen Zusammenhang mit dem centralen Nervensystem abgetrennt ist. In solchem Falle findet man nämlich bei zunehmendem Blutdruck, wenn diese Zunahme durch eine ausgiebige Gefässkontraktion bedingt ist, oft eine Beschleunigung der Herzschläge, deren Hauptursache wahrscheinlich in der plötzlich vermehrten Blutzufuhr zum Herzen zu suchen ist. Dadurch werden die Abteilungen des Herzens, welche den ganzen Herzschlag einleiten, zu einer schnelleren Thätigkeit gebracht.

Es kann aber beim völlig entnervten Herzen eine Drucksteigerung auch eine Verlangsamung hervorrufen. Neben den motorisch thätigen Mechanismen können also auch hemmende bei Drucksteigerung erregt werden. Das Resultat ist dann von der gegenseitigen Erregbarkeit der beiden Mechanismen abhängig.

Wenn sämtliche Herznerven beibehalten sind, so sinkt die Herzfrequenz bei Drucksteigerung und steigt bei Drucksenkung, gleichviel in welcher Weise die Drucksehwankungen auch erfolgen. Da Verlangsamung der Herzschläge infolge einer Steigerung des Blutdruckes bei durchschnittenen Vagi durchaus nicht Regel ist, so ist es deutlich, dass sie im vorliegenden Falle unter Mitwirkung des Vaguscentrums stattfinden muss.



Figur 63. Die Pulsfrequenz des Menschen in verschiedenem Lebensalter, nach Volkmann.

Diese Erregung des Vaguscentrums wird wohl zum Teil vom Depressor hervorgerufen; zum Teil aber hängt sie wahrscheinlich mit der bei der Drucksteigerung stattfindenden Zunahme des intrakraniellen Druckes zusammen, denn man weiss, dass auch in diesem Falle das Centrum der hemmenden Herznerven in Thätigkeit gesetzt wird.

Wie sich das Centrum der beschleunigenden Herznerven bei Drucksteigerungen verhält, darüber weiss man nichts Sicheres. Die bei Gehirnanämie beobachtete Zunahme der Pulsfrequenz könnte möglicherweise auf eine Erregung dieses Centrums bezogen werden, kann aber auch durch eine Abnahme der tonischen Erregung des Vaguscentrums erklärt werden.

Aus den zuletzt besprochenen Thatsachen geht ferner hervor, dass es nicht als völlig sichergestellt angesehen werden darf, dass die Einwirkungen auf die centrifugalen Herznerven, die bei Reizung centripetaler Nerven erhalten werden können, ausschliesslich von einem Reflex auf die Centren der Herznerven bedingt gewesen sind, denn es ist nicht unmöglich, dass die durch eine reflektorische Einwirkung auf das Gefässsystem bewirkte Veränderung der Blutzufuhr zum Gehirn hierbei in einem grösseren oder geringeren Grade mitbeteiligt gewesen ist.

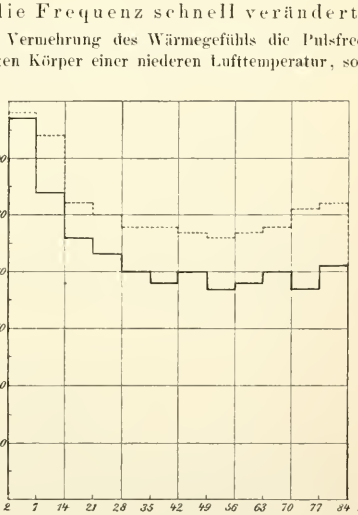
§ 15. Die Zahl der Herzschläge.

Nachdem wir nun den nervösen Einfluss auf die Schlagfolge des Herzens studiert haben, erübrigt uns noch zu untersuchen, wie sich dieselbe unter normalen Verhältnissen beim Menschen verhält.

Wenn alle störenden Einflüsse soweit als möglich beseitigt werden und also das Versuchsindividuum nüchtern und in ruhiger Bettlage sich befindet, so erscheinen im Laufe des Tages nur sehr unbedeutende Schwankungen der Pulsfrequenz. Durch die verschiedensten Einwirkungen wird aber die Frequenz schnell verändert.

Starke Bedeckung erhöht unter Vermehrung des Wärmegefühls die Pulsfrequenz beträchtlich; exponiert man den nackten Körper einer niederen Lufttemperatur, so wird die Pulsfrequenz herabgesetzt. Wenn dagegen die Lufttemperatur eine sehr hohe ist, so steigt die Pulsfrequenz in einem sehr erheblichen Grade. In derselben Richtung wie die äussere Temperatur wirken auch warme oder kalte Getränke; das Trinken von heissem Wasser beschleunigt den Puls, das von kaltem Wasser verlangsamt ihn. Jedes Gefühl von Brennen, Druck u. s. w. im Magen und Darm beschleunigt den Puls.

Unter solchen Umständen ist es selbstverständlich, dass die Mahlzeiten einen bedeutenden Einfluss auf die Pulsfrequenz ausüben können, was in der That durch die Erfahrung bestätigt wird. Durch die Mahlzeiten wird die Pulsfrequenz in der Regel grösser, was wesentlich von der Zufuhr von Wärme abhängt.



Figur 64. Die Pulsfrequenz des Menschen in verschiedenem Alter, nach Guy. ———, männliche Individuen; · · · , weibliche Individuen.

Den wesentlichsten Einfluss auf die Pulsfrequenz üben Körperbewegungen aus, und wir können fast sagen, dass erstere direkt in Proportion zu dem Umfang, der anstrengenden Beschaffenheit und der Stärke der Bewegung zunimmt.

Über die Ursache dieser Steigerung liegen nähere Untersuchungen vor, aus welchen hervorgeht, dass dieselbe zum geringen Teil auf einer direkten Einwirkung der bei der Muskelthätigkeit gebildeten Stoffwechselprodukte auf das Herz beruht, zum weitaus grössten Teil aber davon abhängt, dass von den höheren Teilen des Gehirns gleichzeitig mit dem Willensimpuls zur Muskelbewegung auch unwillkürliche Impulse zu den Herznervencentren gehen, wodurch das Centrum der beschleunigenden Nerven erregt und der Tonus des Hemmungscentrums herabgesetzt wird (Johansson).

Wie die Pulsfrequenz im verschiedenen Lebensalter variiert, ergiebt sich aus der Figur 63. Sie ist im ersten Lebensjahre

am grössten (Mittel 134), sinkt dann allmählich herab, erreicht etwa im 20. Jahre ein Minimum von etwa 70 Schlägen und verharrt dabei bis zum herannahenden Greisenalter, wo sie wieder etwas ansteigt.

Diese grössere Pulsfrequenz im Kindesalter ist zum Teil von der geringeren Körpergrösse jüngerer Individuen abhängig, wie man auch bei erwachsenen Tieren verschiedener Tierarten findet, dass grosse Tiere einen seltenen, kleine aber einen häufigen Puls haben (z. B. Pferd und Ochs 36—50, Kaninchen 200 pro Minute). Sie steht ohne Zweifel mit dem verhältnismässig stärkeren Stoffwechsel kleinerer und jüngerer Individuen in einem sehr nahen Zusammenhang (vgl. S. 84).

In Bezug auf den Einfluss des Geschlechtes giebt die Figur 64 nähere Aufschlüsse. In jedem Alter vom 2. Lebensjahre an ist die Pulsfrequenz bei der Frau grösser als beim Manne. Hierbei spielt aber die geringere Körpergrösse der Frau die wesentlichste Rolle. Allerdings findet man auch, wenn man die Pulsfrequenz gleich langer Frauen und Männer vergleicht, dass sie bei jenen etwas grösser als bei diesen ist, die Differenzen sind aber viel geringer, als wenn männliche und weibliche Individuen desselben Alters, unabhängig von der Körpergrösse, miteinander verglichen werden.

Übrigens sind die individuellen Schwankungen der Pulsfrequenz nicht unbeträchtlich, und man hat bei ganz gesunden erwachsenen Menschen sowohl eine sehr niedrige (26—20 pro Minute), als auch eine sehr hohe Pulsfrequenz (120 pro Minute) beobachtet.

Dritter Abschnitt.

Die Strömung des Blutes in den Gefässen.

§ 1. Die Strömung einer Flüssigkeit in starren Röhren.

Wenn man in dem Boden eines Gefässes, das zu einer gewissen Höhe, h, Flüssigkeit enthält, eine kreisförmige Öffnung anbringt, so erhält die ausströmende Flüssigkeit nach dem Torricelli'schen Satze eine Geschwindigkeit, v

$$v = \sqrt{2gh},$$

wo g die Beschleunigung der Schwerkraft bezeichnet.

Kennt man die Ausflussgeschwindigkeit einer Flüssigkeit und den Querschnitt der Ausflussöffnung, so erhält man in dem Produkt beider unmittelbar das in der Zeiteinheit ausfliessende Flüssigkeitsvolumen, denn dieses Produkt liefert uns den in der Zeiteinheit aus der Öffnung hervortretenden Flüssigkeitscylinder. Danach sollte also das in der Zeiteinheit ausfliessende Flüssigkeitsvolumen A, wenn r den Radius des Querschnittes bezeichnet, sein

$$A = \pi r^2 \sqrt{2gh}.$$

Die Erfahrung zeigt aber, dass die thatsächliche Ausflussmenge beträchtlich geringer ist als die nach der Theorie berechnete.

Der austretende Strahl ist nämlich kein Cylinder, sondern er hat unmittelbar an der Ausflussöffnung eine konische Form, da er sich dort zusammenschnürt. Diese Kontraktion

des Strahles wird dadurch verursacht, dass nicht die Geschwindigkeit aller die Öffnung passierenden Flüssigkeitsteile normal zur Öffnung ist. Es bewegen sich nämlich nicht nur die senkrecht über der Öffnung befindlichen Teilchen, sondern auch die seitlich liegenden gegen die Öffnung hin. Diese haben somit eine seitliche, gegen das Innere des Strahles gerichtete Geschwindigkeit; der Strahl besteht aber aus einem axialen Teil, dessen Geschwindigkeit sofort zur Öffnung normal war, und aus einer konischen Hülle, welche von konvergierenden Flüssigkeitsfäden gebildet ist. Der Strahl muss sich demnach von der Öffnung bis zu der Stelle zusammenziehen, wo die von entgegengesetzter Seite herkommenden Wasserfäden sich treffen. Dort hat die Contractio venae ihren grössten Werth erreicht, denn dort müssen die seitlichen Geschwindigkeiten der von entgegengesetzter Seite kommenden Flüssigkeitsteilchen sich aufheben und eine zur Öffnung normale Resultierende geben.

Wenn das Volumen der in der Zeiteinheit thatsächlich hervorgetretenen Flüssigkeit A ist, so entspricht diesem ein Cylinder mit der Öffnung (πr^2) als Basis und einer Höhe von $\frac{A}{\pi r^2}$.

Die Höhe oder Länge dieses Cylinders ist aber der Wegstrecke gleich, welche jeder Flüssigkeitsquerschnitt von der Grösse der Öffnung in der Zeiteinheit zurückgelegt hat, denn der Flüssigkeitsquerschnitt, der sich bei Beginn der Beobachtung in der Ebene der Öffnung befand, würde sich in der Zeiteinheit um $\frac{A}{\pi r^2}$ cm bewegt haben, wenn nämlich die Kohäsion der Flüssigkeitsteilchen genügend stark gewesen wäre, um der Einwirkung der Schwerkraft zu widerstehen. $\frac{A}{\pi r^2}$ ist also die mittlere Geschwindigkeit der Flüssigkeit in der Zeiteinheit, wenn sie auf den Querschnitt der Öffnung bezogen wird.

Wenn wir den so erhaltenen Wert in die Formel $v = \sqrt{2gh}$ einsetzen, so finden wir die Druckhöhe, h, welche nach dem TORRICELLI'schen Satz theoretisch notwendig gewesen wäre, um dieselbe Geschwindigkeit zu erzeugen:

$$h = \frac{v^2}{2g}.$$

Dieser Wert ist, wie aus dem Gesagten hervorgeht, kleiner als die thatsächliche Höhe, H, der Flüssigkeit im Gefäss. Die Differenz $H - h$ kann als Mass für den Verbrauch von Druckkraft, welcher bei dem Ausströmen der Flüssigkeit durch die Öffnung entstanden ist, aufgefasst werden.

Wenn die Flüssigkeit aus dem Gefäss nicht frei herausfliessen kann, sondern durch eine seitlich nahe dem Boden angesetzte, starre, gleichweite cylindrische Röhre gehen muss, deren Radius demjenigen der Öffnung gleich ist, so ist die in derselben Weise wie eben vorher bestimmte mittlere Geschwindigkeit, mit welcher die Flüssigkeit aus der Röhre fliesst, trotz derselben Druckhöhe, noch geringer als beim freien Abfluss. Die Ursache davon liegt darin, dass die Flüssigkeit bei ihrer Strömung durch die Röhre auf einen neuen Widerstand stösst, zufolge dessen nur ein Teil der disponiblen Triebkraft dazu verwendet wird, um der durch die Röhre strömenden Flüssigkeit eine gewisse Geschwindigkeit zu erteilen.

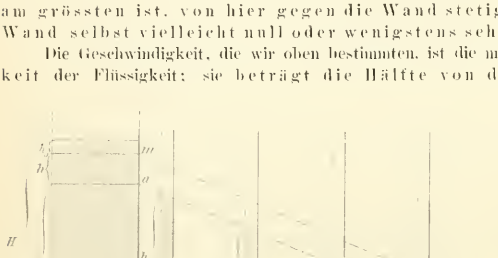
Der Teil der ganzen Druckhöhe H, welcher laut des TORRICELLI'schen Satzes genügte, um einer aus dem Gefässe frei herausströmenden Flüssigkeit dieselbe Geschwindigkeit zu geben als die, mit welcher die Flüssigkeit thatsächlich aus der Röhre hervorströmt, wird als die Geschwindigkeitshöhe (h) bezeichnet und kann in der schon besprochenen Weise berechnet werden.

Der Widerstand, von welchem hier die Rede ist, wird als eine innere Reibung zwischen den strömenden Flüssigkeitsteilchen aufgefasst, wenn wir nur den Fall berücksichtigen, bei welchem die Flüssigkeit die innere Röhren-

wand befeuchtet, und noch voraussetzen, dass der Radius der betreffenden Röhre eine gewisse Grenze nicht überschreitet. Wenn der Radius zu gross ist, so werden die Erscheinungen, vermutlich wegen Wirbel längs der Röhrenwand, so verwickelt, dass man sie theoretisch nicht mehr verfolgen kann. Übrigens haben die Gesetze von der Strömung einer Flüssigkeit durch weite Röhren beim Studium des Kreislaufes keine grössere Bedeutung, denn unter den Gefässen mit konstanter Strömung (den Kapillaren, den kleinen Arterien, den Venen) treten höchstens nur die grösseren Venenstämme aus den Gesetzen der Enge heraus, innerhalb deren jene einfacheren Gesetze Geltung haben. Und da das Blut die Gefässwand befeuchtet, brauchen wir die Fälle, wo dies nicht stattfindet, nicht zu berücksichtigen.

In einer solchen cylindrischen Röhre bewegen sich alle Flüssigkeitsteilchen der Röhrenaxe parallel, aber mit verschiedener Geschwindigkeit, indem die Geschwindigkeit der Flüssigkeitsteilchen in der Axe am grössten ist, von hier gegen die Wand stetig abnimmt und an der Wand selbst vielleicht null oder wenigstens sehr unbedeutend ist.

Die Geschwindigkeit, die wir oben bestimmten, ist die mittlere Geschwindigkeit der Flüssigkeit; sie beträgt die Hälfte von der in der Axe stattfindenden maximalen Geschwindigkeit (v. Kries).



Figur 65. Die Strömung einer Flüssigkeit in einer starren, gleichweiten Röhre.

Die mittlere Geschwindigkeit ist in jedem Querschnitt der Röhre gleich gross. Dies folgt daraus, dass Flüssigkeiten nicht kompressibel sind und dass sie also während ihrer Strömung durch die Röhre weder verdünnt noch verdickt werden können, was der Fall wäre, wenn die Flüssigkeit nicht in allen Querschnitten der Röhre die gleiche Geschwindigkeit hätte.

Die innere Reibung in der Flüssigkeit bildet einen Widerstand, der verursacht, dass die Flüssigkeit in einer Röhre langsamer fliesst, als wenn sie durch eine Öffnung aus dem Druckgefäss frei ausströmt. Infolge dieser Reibung wird die Flüssigkeit in der Röhre einer Spannung ausgesetzt, die indessen geringer ist als diejenige, die bei gänzlich verhinderter Ausströmung stattfindet.

Diese Spannung giebt sich als Seitendruck zu erkennen, welchen wir durch senkrechte, auf die Axe der Röhre eingesetzte Druckmesser, Piëzometer, bestimmen können. Die Flüssigkeit steht am höchsten in dem Piëzometer, das sich in der Nähe der Einströmungsöffnung befindet, und am tiefsten in demjenigen, das in der Nähe der Ausflussöffnung eingesetzt ist (Fig. 65).

Wenn die höchsten Punkte der Flüssigkeitssäulen in allen Piëzometern verbunden werden, so erhalten wir eine gerade Linie: der Seitendruck nimmt in der Richtung des Stromes geradlinig ab; am Röhrenende ist er null. Wir können daher den Seitendruck an jeder Stelle der Röhre und also auch gerade am Anfang der Röhre berechnen. Der dort stattfindende Druck entspricht demjenigen Teil der Triebkraft, welcher zum Überwinden des Widerstandes bei der Strömung der Flüssigkeit verbraucht wird, und wird als Widerstandshöhe bezeichnet (h_1). Die Summe dieser und der Geschwindigkeitshöhe ist kleiner als

die ganze Höhe im Druckgefäss, H. Der Rest entspricht dem Verlust an bewegender Kraft, welcher mit dem Eintritt der Flüssigkeit aus dem Behälter verbunden ist (h_0). Wir erhalten also

$$H = h + h_1 + h_0.$$

Wenn die Röhre, durch welche die Flüssigkeit strömt, aus einem System besteht, das von einer Anzahl untereinander verbundener, ungleich weiter Röhren zusammengesetzt ist, so ist auch in diesem Falle dasselbe Grundgesetz, das wir für gleich weite Röhren gefunden haben, gültig

Weil die Flüssigkeit nicht kompressibel ist, muss durch jeden Querschnitt der Röhre — unabhängig von dessen Grösse — in der Zeiteinheit die gleiche Menge Flüssigkeit fliessen. Infolgedessen steht die Geschwindigkeit in den verschiedenen Abschnitten der Röhre im umgekehrten Verhältnis zu deren Querschnitt.

Der Seitendruck (Fig. 66) sinkt innerhalb der verschiedenen Röhrenabschnitte in einem verschiedenen Grade, und zwar am steilsten in dem engsten Abschnitt, am wenigsten steil in dem weitesten. Denn in einem engen Abschnitt ist sowohl die Geschwindigkeit wie die innere Reibung und also auch der Verbrauch an disponibler Triebkraft grösser als in einem weiten Abschnitt. In gleichweiten Abschnitten, welche durch engere oder weitere Abschnitte getrennt sind, ist die Druckabnahme gleich gross, denn die Geschwindigkeit und also auch die innere Reibung ist bei diesen die gleiche.

Figur 66. Die Strömung einer Flüssigkeit in einer starren, ungleich weiten Röhre.

Beim Übergange von einem weiten Abschnitt zu einem engen sinkt der Seitendruck infolge des Übergangswiderstandes bei der Strömung der Flüssigkeit aus der weiten Röhre in die enge. — Wenn dagegen eine weite Röhre auf eine enge folgt, kann der Seitendruck sinken, es kann aber auch der Fall sein, dass er unverändert bleibt oder sogar ansteigt. Nach Donders erklärt sich diese paradoxe Erscheinung dadurch, dass in dem weiteren Abschnitte der Röhre die Geschwindigkeit kleiner ist, weshalb sich ein grösserer Teil der Triebkraft daselbst als Seitendruck geltend machen kann, als dies in dem vorhergehenden engeren Abschnitte der Fall ist. Es ist aber ausserdem notwendig, dass bei dem betreffenden Übergang die Wirbel unbedeutend sind, so dass kein besonderer Verlust an bewegender Kraft vorkommt.

Wenn zu einer Stammröhre eine Zweigröhre hinzugefügt wird, so wird die durch beide ausströmende Flüssigkeitsmenge grösser als die durch die Stammröhre allein strömende, und zwar beschleunigt die Eröffnung eines Seitenzweiges den Strom in merklich gleichem Masse, unter welchem Winkel auch der Seitenzweig abgeht. Dagegen hängt das Verhältnis, nach welchem sich der Stammstrom auf die beiden Zweigströme verteilt, von dem Verzweigungswinkel ab, und zwar fliesst von der gesamten Flüssigkeitsmenge um so mehr durch den die Verlängerung der Stammröhre bildenden Zweig, je grösser der Winkel ist (Jacobson).

Ein verwickelterer Fall, der sich mehr den beim Gefässsysteme obwaltenden Verhältnissen nähert, ist der, wenn eine Stammröhre sich in eine Menge kleiner Zweige teilt, deren Gesamtquerschnitt grösser ist als derjenige der

Stammröhre, und wenn diese Zweige sodann wieder in eine einzige Röhre von kleinerem Querschnitt zusammengehen. Gleichwie in einer aus ungleich weiten Abschnitten zusammengesetzten Röhre ist auch hier die in der Zeiteinheit durch jeden Gesamtquerschnitt strömende Flüssigkeitsmenge gleich gross und also ihre Geschwindigkeit dem Gesamtquerschnitt umgekehrt proportional. Bei dieser Vergrösserung des Querschnittes wird die Berührungsoberfläche zwischen der Flüssigkeit und der Röhrenwand, wegen des geringen Durchmessers der Zweigröhren, grösser, und also auch der Widerstand grösser. Dieser vermehrte Widerstand wirkt dem günstigen Einfluss entgegen, den die Erweiterung der Strombahn an und für sich verursacht. Von dem gegenseitigen Verhältnis dieser beiden Momente ist die Richtung abhängig, in welcher eine Verzweigung der Strombahn auf den Strom wirkt.

§ 2. Die Strömung einer Flüssigkeit in elastischen Röhren.

Die Gesetze eines beharrlichen Stromes in starren Röhren gelten auch für Röhren mit elastischen Wänden, wenn der Strom dort ein kontinuierlicher ist. Dagegen besteht ein bedeutender Unterschied zwischen starren und elastischen Röhren, wenn die Flüssigkeit rhythmisch, intermittierend in dieselben hineingetrieben wird. Ich sehe hier vorläufig von der Wellenbewegung in elastischen Röhren ganz ab.

Wenn Flüssigkeit in eine starre Röhre rhythmisch hineingetrieben wird, so fliesst sie auch rhythmisch aus derselben heraus. Wenden wir aber zu einem derartigen Versuch einen elastischen Schlauch an, so kann dagegen der Ausfluss, wenn der Widerstand im Schlauch genügend gross ist, und die Periode des Zuflusses in geeigneter Weise geregelt wird, trotz des rhythmisch unterbrochenen Zuflusses, kontinuierlich werden, und die Flüssigkeit fliesst in einem ununterbrochenen Strom heraus. Diese Erscheinung erklärt sich dadurch, dass die elastische Wand des Schlauches durch die einströmende Flüssigkeit gespannt wird; wenn nun der Zufluss aufhört, übt die gespannte Wand auf die eingeschlossene Flüssigkeit einen Druck aus, infolgedessen die Flüssigkeit auch während der Pausen aus dem Schlauch ausströmt.

Dies ist in dem Gefässsystem realisiert. Durch das Herz wird das Blut rhythmisch in die Arterien hineingetrieben; die Arterienwände sind elastisch; in den kleinen Arterien und in den Kapillaren findet ein starker Widerstand statt; dadurch wird die Arterienwand bei jeder Herzsystole von dem Blute gespannt, und die Arterien treiben daher, auch während der Diastole, das Blut in die Kapillaren, wo die Blutströmung also eine kontinuierliche ist.

Auch für die Herzarbeit ist die Arterienelasticität von einer sehr grossen Bedeutung. Wenn nämlich die Arterien starre Röhren wären, so wäre das Herz genötigt, die ganze, in allen Gefässen eingeschlossene Blutmasse mit einemmal vorwärts zu treiben. Da sie nun aber elastisch sind, so wird das aus dem Herzen herausgetriebene Blut in die centralen Arterien aufgenommen und dann von diesen vermöge ihrer Elasticität weiter getrieben. Die hierzu notwendige Arbeitsleistung ist indessen viel geringer als in jenem Falle; denn bei starren Röhren muss die ganze Blutmenge, bei elastischen aber nur ein Teil des Blutes durch die Herzkontraktion vorwärts getrieben werden (E. H. Weber).

Die rhythmische Speisung der Gefässe hat endlich noch den Vorteil, dass die Blutkörperchen dadurch in eine Art

schaukelnder Bewegung versetzt werden, was, wie die Erfahrung ergiebt, die Blutströmung durch die Kapillaren wesentlich erleichtert (Hamel).

§ 3. Die Strömung des Blutes in den Arterien.

a. Die Elasticität der Arterienwand.

Wenn ein aus einer Arterie ausgeschnittener Streifen mit zunehmenden Gewichten belastet wird, so ist die Verlängerung des Streifens bei gleich grossem Zuwachs der Belastung eine um so geringere, je grösser die absolute Belastung ist. Der Elastizitätskoëffizient der Arterienwand nimmt also bei zunehmender Belastung zu, und die Dehnungskurve entspricht einer Hyperbel (Wertheim).

Die kubische Erweiterung der Arterien bei verschiedenem inneren Druck ist für die Lehre vom Kreislauf von einer viel grösseren Bedeutung. Die Ergebnisse verschiedener Forscher lauten in dieser Hinsicht sehr verschieden. Während Marey und andere gefunden haben, dass sich die kubische Erweiterung der Arterien ganz wie die Verlängerung eines ausgeschnittenen Streifens verhält, giebt

Figur 67. Die kubische Erweiterung der Aorta descendens (Kaninchen) bei gleich grosser Steigerung des inneren Druckes, nach Roy.

Roy an, dass dies nur bei Arterien, welche Tieren oder Menschen entstammen, die an einer zehrenden Krankheit gelitten hatten, der Fall ist, und findet, dass bei ganz gesunden Arterien der Volumenzuwachs bei gleicher Steigerung des inneren Druckes zuerst bis zu einer gewissen Grenze zunimmt (diese Grenze wird von verschiedenen Autoren verschieden angegeben, für den Hund schwanken die Angaben zwischen 32 bis 50 mm und 120 mm Hg). Bei noch höherem inneren Druck nimmt die Dehnbarkeit wieder ab (Fig. 67).

Jedenfalls ist es sicher, dass die kubische Erweiterung der Arterien von einem inneren Druck an, der wenigstens nicht höher als der normal vorkommende Blutdruck mittlerer Grösse ist, bei zunehmendem inneren Druck immer geringer wird. Daraus folgt, dass bei einem hohen arteriellen Blutdruck jede Zunahme der aus dem Herzen herausgetriebenen Blutmenge den Blutdruck in einem sehr bedeutenden Grade steigern muss.

Da die Arbeit des Herzens hauptsächlich von dem arteriellen Druck und der ausgetriebenen Blutmenge bestimmt wird (vgl. S. 159), so folgt ferner, dass bei einem hohen arteriellen Druck jede Zunahme der

von dem Herzen ausgetriebenen Blutmenge die Herzarbeit wesentlich steigern muss.

Aus den bisher vorliegenden Erfahrungen scheint endlich hervorzugehen, dass die Arterien bei gleicher Drucksteigerung relativ stärker erweitert werden, je entfernter sie vom Herzen sind.

Die Arterienelasticität ist sehr vollkommen, d. h. wenn die Arterien einem starken inneren Druck ausgesetzt gewesen sind, so nehmen sie, wenn der Druck vermindert wird, ihr früheres Volumen wieder an.

Ferner ist ihre Festigkeit bei hohem Druck ungeheuer gross: der zur Sprengung der Arterien nötige Druck ist viel höher als der Blutdruck; die A. carotis des Hundes zerreisst erst bei einem inneren Druck von 4—11 Atmosphären, und die Carotis des Menschen erst bei einem Druck von im Mittel 7—8 Atmosphären. Da der normale Blutdruck in der Carotis höchstens auf $^1/_4$ Atmosphäre geschätzt werden kann, geht aus diesen Zahlen hervor, dass diese Arterie im Mittel erst bei einem Druck zerreisst, der 28—32 mal grösser als der normale Blutdruck ist. Die Festigkeit der kleineren Arterien ist noch grösser als die der grösseren. Dies alles bezeugt, dass die Arterien nie infolge eines zu hohen arteriellen Blutdruckes springen, wenn sie nicht in irgend einer Weise krankhaft verändert sind (Hales, Gréhant und Quinquaud).

b. Die Methoden für die Bestimmung des Blutdruckes.

Um den Blutdruck in den Arterien zu bestimmen, benutzt man in der Regel das Hg-Manometer, weil dieses den stattfindenden Druck direkt in absolutem Masse angiebt und nicht wie die oben (S. 13) erwähnten elastischen Manometer empirisch graduiert werden muss. Jedoch haben auch sie bei der Untersuchung des Blutdruckes überall da eine grosse Verwendung, wo es gilt, die bei den einzelnen Herzschlägen in den Arterien stattfindenden Veränderungen genau zu verfolgen.

Ich habe schon oben bemerkt, dass das Hg-Manometer wegen der Trägheit des Quecksilbers den in den Arterien auftretenden, schnell verlaufenden Druckschwankungen nicht folgen kann und dass also die jeder Systole und Diastole entsprechenden Maxima und Minima des Blutdruckes nicht richtig wiedergegeben werden; bei einem langsamen Rhythmus sind die Maxima zu hoch, die Minima zu klein, während bei einem schnelleren Rhythmus umgekehrt die Maxima zu klein und die Minima zu hoch ausfallen.

Dagegen kann man mittelst des Hg-Manometers im grossen Ganzen ziemlich befriedigende Werte des zu einer gewissen Zeit herrschenden mittleren Druckes erhalten (v. Kries). Dieser wird in folgender Weise aus der Kurve ermittelt. Die Figur 68 stellt eine Blutdruckkurve dar. In derselben entsprechen die kleinen Oscillationen den einzelnen Herzschlägen, die grösseren den von den Atembewegungen bedingten Druckvariationen. Die Linie *ab* ist die Abscisse des Manometers, und die Linie *T* giebt die Zeit in Sekunden an. Wenn das Hg im freien Aste des Manometers ansteigt, so sinkt es natürlich in dem zweiten Aste ebensoviel (s. Fig. 5, S. 10). Daher ist der Blutdruck in einem gewissen Augenblicke, wenn der durch die Trägheit des Quecksilbers bedingte Fehler vernachlässigt wird, der doppelten Entfernung von der Abscisse bis zu der Blutdruckkurve gleich.

Um aus dieser Kurve den mittleren Blutdruck, z. B. während der Periode *a—b* zu bestimmen, zieht man von *a* und *b* senkrechte Linien zu der Blutdruckkurve, misst planimetrisch die Oberfläche *abcd* und dividiert den gefundenen Wert durch *ab*. Der Quotient ist natürlich die Höhe eines Rechteckes von demselben Flächeninhalt wie *abcd* und der Basis *ab*. Diese Höhe verdoppelt ist der mittlere Druck.

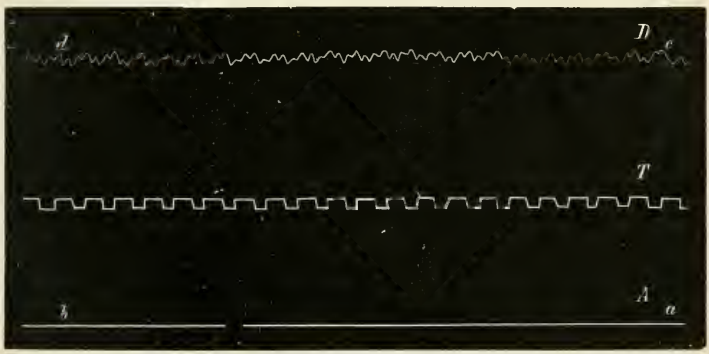
Wenn die Blutdruckkurve keine grösseren Schwankungen darbietet, sondern, wie die in Figur 68 abgebildete, unter gleichmässigen Erhebungen und Senkungen verläuft, so können wir den mittleren Blutdruck in der einfacheren Weise bestimmen dass wir

den höchsten und den niedrigsten Druck messen, der während der Periode stattfindet, und daraus das Mittel berechnen.

Es ist noch zu bemerken, dass es nicht gleichgültig ist, in welcher Weise die Kanüle mit der Arterie verbunden wird. Benutzt man eine T-Kanüle und vereinigt ihren unpaarigen Zweig mit der Manometerleitung, so wird dadurch die Blutströmung in der betreffenden Arterie nicht unterbrochen, und das Manometer verzeichnet den Seitendruck des Blutes an dem Orte, wo die Kanüle angebracht ist.

In der Regel wird aber die Kanüle endständig in das centrale Ende der Arterie eingesetzt, und diese Arterie stellt dann eine Fortsetzung zu demjenigen Arterienstamm dar, von welchem der betreffende Ast abgeht, und das Manometer giebt daher den Seitendruck des Blutes in dieser Stammarterie an. Ein im centralen Ende der Carotis eingesetztes Manometer giebt also den Seitendruck des Blutes in der Aorta an.

Um den Blutdruck beim Menschen zu bestimmen, hat man verschiedene Methoden geprüft, welche von dem Prinzipe ausgehen, denjenigen auf die Haut angebrachten Druck zu bestimmen, bei welchem die Blutströmung in der zu untersuchenden Arterie auf-



Figur 68. Blutdruckkurve; Kaninchen. *A*, die Nulllinie; *T*, Zeit in Sekunden; *D*, der Blutdruck. Von rechts nach links zu lesen.

gehoben wird. Unter diesen Instrumenten hat das Sphygmomanometer von v. Basch besonders unter den Klinikern viel Anerkennung gefunden.

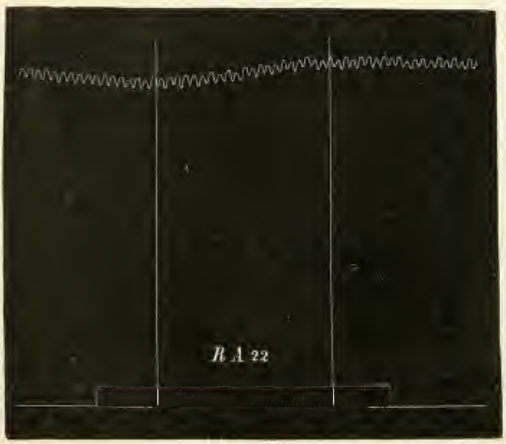
Es besteht aus einer Pelote, welche mittelst eines Kautschukschlauches mit einem metallenen Manometer verbunden ist. Die Pelote wird auf eine oberflächlich verlaufende, auf fester Unterlage ruhende Arterie gesetzt und so lange gegen dieselbe gedrückt, bis der peripher von der untersuchten Stelle angebrachte Finger keinen Puls mehr fühlt. Der jetzt vom Manometer angezeigte Druck stellt den zu bestimmenden Wert dar. Dies Instrument scheint mir nicht absolute Werte von genügender Exaktheit geben zu können; dagegen zeigen die vorliegenden Untersuchungen, dass es zur Bestimmung der Blutdruckschwankungen bei einer und derselben Person, soweit sie sich nicht in zu kurzer oder zu langer Zeit abspielen, vorzüglich geeignet ist. Infolgedessen hat es innerhalb der klinischen Medizin eine grosse Anwendung gefunden.

c. Die Grösse des Blutdruckes.

Der normale Blutdruck in der Aorta zeigt bei verschieden grossen Säugetieren nur verhältnismässig geringe Differenzen. Daher sind wir in der Lage, aus den zahlreichen Bestimmungen

des Blutdruckes bei verschiedenen Tierarten, uns eine ungefähre Vorstellung von der Grösse des Blutdruckes beim Menschen zu bilden. Da der normale Blutdruck beim Hunde etwa 130—180 mm Hg, beim Kaninchen etwa 100 bis 130 mm Hg, beim Pferd etwa 150—200 mm Hg ist u. s. w., so ist es wohl erlaubt zu sagen, dass der mittlere Blutdruck beim Menschen sich zwischen etwa 100 und 200 mm Hg bewegt, und wir können, wenn wir den mittleren Druck in einer einzigen Zahl angeben wollen, etwa 150 mm Hg als die wahrscheinlichste annehmen.

Jedoch darf der Blutdruck nicht als ein konstanter aufgefasst werden; vielmehr treten äusserst leicht bedeutende Variationen desselben auf. Wir haben daher zu untersuchen, von welchen Faktoren der Blutdruck abhängig ist.



Figur 69A. Der Blutdruck bei schwacher Vagusreizung, von rechts nach links zu lesen. Die Zeit der Reizung ist durch die vertikalen Linien angegeben. |——| = 10 Sekunden.

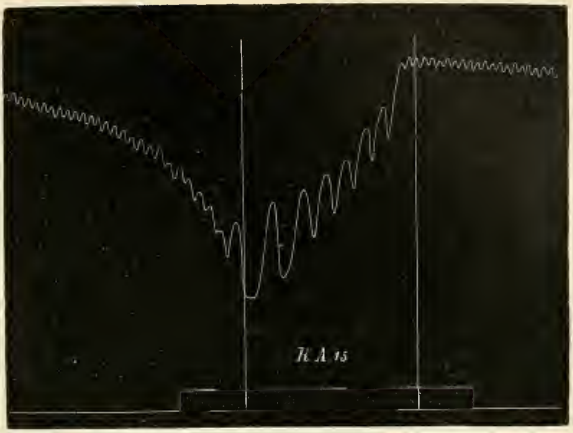
Diese sind wesentlich drei, nämlich 1. die Energie des Herzens, 2. der Widerstand in den Arterien, 3. die Blutmenge.

I. Als Mass der Energie des Herzens haben wir die Blutmenge, welche das Herz in der Zeiteinheit in das arterielle System heraustreibt. Wenn, unter sonst gleichen Umständen, die vom Herzen in der Zeiteinheit herausgetriebene Blutmenge abnimmt, so sinkt der Blutdruck, wie dies z. B. bei der Vagusreizung der Fall ist (s. Fig. 69 *B*, *C*). Ist dagegen die Abnahme der Herzfrequenz nur gering, und wird sie durch ein grösseres Pulsvolumen (vgl. S. 165) kompensiert, so sinkt der mittlere Blutdruck nicht (vgl. Fig. 69 *A*).

Auch ohne dass die Frequenz der Herzschläge abnimmt, kann die vom Herzen herausgetriebene Blutmenge abnehmen (vgl. S. 168) und dabei sinkt natürlich der Blutdruck.

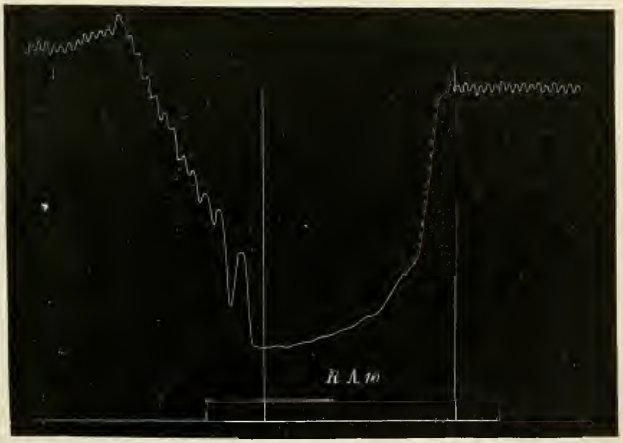
Auf der anderen Seite kann die Energie des Herzens bei unveränderter Pulsfrequenz zunehmen, und es erscheint eine Drucksteigerung.

Wenn durch Trennung der beiden Vagi oder durch Reizung der Accelerantes die Herzfrequenz zunimmt, so dürfen wir nicht ohne weiteres folgern,



Figur 69 B. Der Blutdruck bei mittelstarker Vagusreizung, von rechts nach links zu lesen. Die Zeit der Reizung ist durch die vertikalen Linien angegeben. | = 10 Sekunden.

dass die Energie des Herzens gesteigert ist. Es kann ja der Fall sein, und dies trifft oft zu, dass bei der Beschleunigung die in der Zeiteinheit heraus-



Figur 69 C. Der Blutdruck bei starker Vagusreizung, von rechts nach links zu lesen. Die Zeit der Reizung ist durch die vertikalen Linien angegeben. | = 10 Sekunden.

getriebene Blutmenge in der That zunimmt. Es geschieht aber auch, dass diese Blutmenge gar nicht ansteigt. Es ist nämlich von vornherein ersichtlich, dass unter sonst gleichen Umständen bei sehr frequenter Schlagfolge zwischen

je zwei Systolen nicht die gleiche Blutmenge in das Herz zurückströmen kann wie bei einer langsameren. In diesem Falle ist die bei jeder Systole herausgetriebene Blutmenge bei der beschleunigten Schlagfolge kleiner als bei einer langsameren. Dann ist der Blutdruck von dem gegenseitigen Verhalten zwischen der Frequenzzunahme und der Abnahme des Schlagvolumens abhängig.

Die direkten Untersuchungen, die wir hierüber besitzen, ergeben, dass keine allgemeine Relation in dieser Hinsicht aufgestellt werden kann. Findet sich in den grossen Venen eine grosse Blutmenge, die nur darauf wartet, Platz im Herzen zu bekommen, und ist der Widerstand im arteriellen Systeme genügend gross, so kann die Beschleunigung eine beträchtliche Drucksteigerung hervorrufen. Ist dies dagegen nicht der Fall, so wird die Frequenzzunahme keine nennenswerte Drucksteigerung veranlassen.

Diese Erörterungen führen uns zu der Frage von der Bedeutung des Widerstandes im Gefässsysteme für den arteriellen Druck.

II. Es ist selbstverständlich, dass, wenn der Widerstand in den Gefässen herabsinkt, der Druck bei gleicher Herzenergie auch herabsinken muss. Steigt dagegen der Widerstand, so muss auch der Druck steigen.

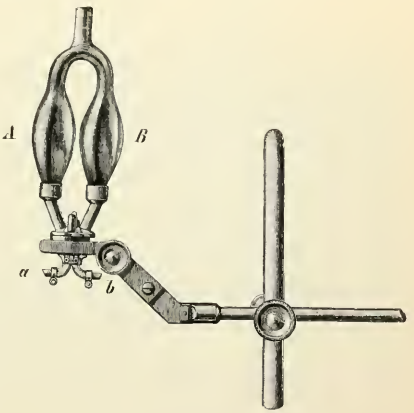
Eine Drucksenkung infolge Abnahme des Widerstandes entsteht, wenn die Gefässe in einem grösseren Gefässgebiet gelähmt werden. Hierbei kommen nicht allein die Arterien, sondern auch die Venen in Betracht. Denn auch diese besitzen einen Tonus, bei dessen Wegfallen sie sich erheblich erweitern und eine grosse Blutmenge fassen. Das Blut staut sich in den Venen, und die Blutzufuhr zu dem Herzen nimmt beträchtlich ab. Das Sinken des Blutdruckes ist daher hier nicht allein von der Widerstandsabnahme, sondern auch von einer mangelhaften Speisung des Herzens bedingt.

Der Widerstand in den Gefässen wird erhöht entweder durch ausgiebige Kontraktion der Gefässe in einem grösseren Gefässgebiet oder wenn ein grosser Arterienstamm, z. B. die Bauchaorta, gebunden wird. Im ersten Falle wird nicht allein der Widerstand erhöht, sondern auch die Blutzufuhr zum Herzen vermehrt, da die sich kontrahierenden Gefässe das in ihnen enthaltene Blut nach dem Herzen treiben. Es wird diesem daher möglich, eine grössere Blutmenge herauszutreiben.

Man könnte sich vorstellen, in dieser Weise könnte der Druck auf jede beliebige Höhe getrieben werden. Dies ist nicht der Fall. Hier kommt der durch den N. depressor vermittelte Reflex mit ins Spiel, wodurch teils die Gefässe erweitert, teils die Herzschläge verlangsamt werden. Und auch wenn dieser Reflex ausgeschlossen wird, so findet sich doch für den Blutdruck eine obere Grenze, die nicht überschritten werden kann. Die Leistungsfähigkeit des Herzens ist nämlich keine unbegrenzte, und man hat, auf verschiedene Erfahrungen gestützt, guten Grund zu behaupten, dass bei einem starken Widerstand in den Gefässen die in der Zeiteinheit aus dem Herzen herausgeworfene Blutmenge abnimmt.

Die direkten Untersuchungen dieses Gegenstandes haben ergeben, dass, wenn eine durch Gefässkontraktion hervorgerufene Drucksteigerung sich innerhalb nicht zu weiter Grenzen bewegt, das Herz bei dem grösseren Widerstand und der gleichzeitig gesteigerten Blutzufuhr (vgl. S. 184) eine grössere Blutmenge als bei dem niederen in die Arterien heraustreibt. Wenn dagegen die Widerstandszunahme bedeutender ist, so wird die ausgetriebene Blutmenge geringer. Im letzterwähnten Falle findet natürlich immer eine Blutstauung im Herzen statt. — Bei kleineren Widerstandserhöhungen kann es sich ereignen, dass die herausgetriebene Blutmenge der durch die Venen zuströmenden entspricht, und dass also nach beendigter Systole die Füllung des Herzens nicht grösser als bei einem niederen Widerstand ist. Als Regel scheint jedoch aufgestellt werden zu können, dass bei einem höheren Widerstand, trotz der Zunahme der ausgetriebenen Blutmenge, die in den Herzkammern zurückbleibende Blutmenge eine grössere ist.

III. Es erübrigt, den Einfluss der Blutmenge auf den arteriellen Blutdruck zu erörtern. Die hierher gehörigen Untersuchungen haben ergeben, dass der Blutdruck bei vermehrter Füllung der Gefässhöhle seine physiologischen Grenzen bei normaler Füllung nicht überschreitet, sowie dass bei verminderter Gefässfüllung sich Mechanismen vorfinden, welche bezwecken, den Blutdruck auf seiner normalen Höhe zu erhalten.



Figur 70. Ludwigs Stromuhr.

Im Nachstehenden werde ich zunächst die Verhältnisse bei einer vermehrten Füllung untersuchen.

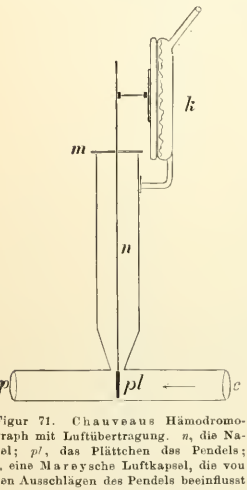
Ich nehme an, es wird einem Tiere in eine Vene Blut oder irgend eine andere, nicht giftige Flüssigkeit transfundiert. Die ganze transfundierte Flüssigkeitsmenge geht nicht zum Herzen, sondern ein nicht unbeträchtlicher Teil davon strömt in die centralen Venen, welche davon überfüllt werden, sowie zu der Leber, welche bei Transfusion einer grösseren Flüssigkeitsmenge fast hart wie ein Brett wird.

Ferner bleibt die ganze transfundierte Flüssigkeit nicht im Gefässsystem, denn die Gefässe befreien sich durch Transsudation von einem Teil ihres vermehrten Inhaltes. Dabei ist die eigene Beschaffenheit der transfundierten Flüssigkeit von Bedeutung. Mittelst Zählung der Blutkörperchen hat man gefunden, dass bei Transfusion von Blut noch am Ende des ersten Tages etwa die Hälfte der transfundierten Blutmenge in den Gefässen zurückgeblieben war, während auf der anderen Seite das Blut seine normale Zusammensetzung schnell wieder erhält, wenn destilliertes Wasser zur Transfusion benutzt wird (Worm-Müller, Regéczy).

Nebst der Transsudation wirkt auch eine vermehrte Sekretion mit; die Schleimhaut des Darmes wenigstens und die Nieren geraten bald in einen Zustand stark vermehrter Thätigkeit. Wird eine Kochsalzlösung nicht allzu schnell in eine Vene transfundiert, so verlaufen nach einiger Zeit Transsudation und Harnsekretion vollkommen parallel (Dastre und Loye).

Durch Transsudation und Sekretion geht die Füllung des Gefässsystems allmählich zur Norm zurück. Dies geschieht aber in der Regel verhältnismässig langsam, und es müssen daher andere Umstände bei der Regulierung des Blutdruckes mitwirken.

Ein solches Moment ist die Gefässerweiterung, wodurch der Widerstand in den Gefässen herabsinkt (Worm-Müller). Ferner spielt auch die Herzthätigkeit hierbei eine nicht unbedeutende Rolle. Wenn die Transfusion mit genügender Langsamkeit stattfindet, so treibt das Herz allerdings eine entsprechend grössere Blutmenge in die Gefässe hinaus. Geschieht dagegen die Transfusion schneller, oder ist bei verhältnismässig langsamer Transfusion die transfundierte Blutmenge ziemlich bedeutend, so treibt das Herz in die Gefässe eine Blutmenge, welche zwar grösser als vor der Transfusion sein kann, jedoch nicht genügt, um eine Blutstauung im Herzen zu vermeiden. Es kann schliesslich auch geschehen, dass die transfundierte Blutmenge so gross ist, dass von Anfang an oder später zu grosse Anforderungen an die Leistungsfähigkeit des Herzens gestellt werden: trotz der grossen Füllung der Gefässhöhle sinkt dabei der arterielle Blutdruck. Man begegnet sogar Fällen, wo das Herz während der Transfusion selbst kräftig arbeitet und ohne Zweifel die vermehrte Blutmenge bewältigt und im späteren Verlauf des Versuches, nach Aufhören der Transfusion, plötzlich alle Symptome einer akuten Ermüdung zeigt. In derartigen Fällen kann man durch eine genügend starke Blutentziehung die Leistungsfähigkeit des Herzens wieder erhöhen und das Leben retten. In diesen Umständen liegt die Erklärung der Herzschwäche, die sich nach gewohnheitsmässigem Genuss von grossen Flüssigkeitsmengen früher oder später einstellt.



Figur 71. Chauveaus Hämodromograph mit Luftübertragung. *n*, die Nadel; *pl*, das Plättchen des Pendels; *k*, eine Mareysche Luftkapsel, die von den Ausschlägen des Pendels beeinflusst wird. Das Blut strömt in der Richtung des Pfeiles; *m*, Kautschukmembran, welche den vertikalen Röhrenschenkel zuschliesst und zu gleicher Zeit als Aufhängepunkt des Pendels dient.

Bei einer Blutentziehung stellen sich die Vorgänge in umgekehrter Richtung dar. Das Herz entleert sich so vollständig wie möglich und treibt also eine möglichst grosse Blutmenge in die Gefässe hinaus; die Gefässe ziehen sich zusammen und leisten hierdurch der Blutströmung einen grösseren Widerstand; die Nieren, Speicheldrüsen und wahrscheinlich alle übrigen Drüsen schränken ihre Absonderung ein, und aus der Gewebsflüssigkeit findet ein vermehrter Übergang von Flüssigkeit zu der Gefässhöhle statt.

Durch das Zusammenwirken dieser Umstände bewegt sich der Blutdruck unter normalen Verhältnissen, trotz der mannigfachen Einflüsse, welche denselben in verschiedener Richtung zu verändern streben, dennoch im allgemeinen nur innerhalb ziemlich enger Grenzen. Um bedeutende Blutdruckschwankungen hervorzubringen, bedarf es indessen oft nur ganz schwacher Reizungen, welche so gering sein können, dass es zuweilen gar nicht gelingt, die Ursache einer plötzlich erscheinenden Drucksteigerung oder Druckabnahme ausfindig zu machen. Näheres darüber bei der Darstellung der Gefässinnervation.

Der Blutdruck in den grossen Arterien ist nicht viel höher als in Arterien ziemlich kleinen Kalibers und nimmt

also mit der Entfernung vom Herzen nur wenig ab; besonders gilt dies von dem Druck während der Herzdiastole; während der Systole sind die Differenzen grösser. Die Ursache dieses langsamen Abfalls des Druckes in dem arteriellen Systeme ist eine rein hydrodynamische. Der Widerstand, auf den das Blut bei seiner Bewegung in Arterien nicht zu kleinen Kalibers stösst, ist gering im Vergleich zu demjenigen, welchem es in den kleinsten Arterien und in den Kapillaren ausgesetzt ist. Die Folge davon ist, dass ein grösserer Verbrauch von Triebkraft nur beim Übergange zu diesen stattfindet, und dass also die Druckabnahme in den grossen und mittelgrossen Arterien eine verhältnismässig geringe wird.

d. Die Geschwindigkeit des Blutes in den Arterien.

Um diese zu bestimmen, ist man in zweierlei Weise zuwegegegangen, indem man teils die mittlere Geschwindigkeit des Blutes in der Zeiteinheit, teils die bei jedem Herzschlage stattfindenden Variationen dieser Geschwindigkeit zu ermitteln gesucht hat.

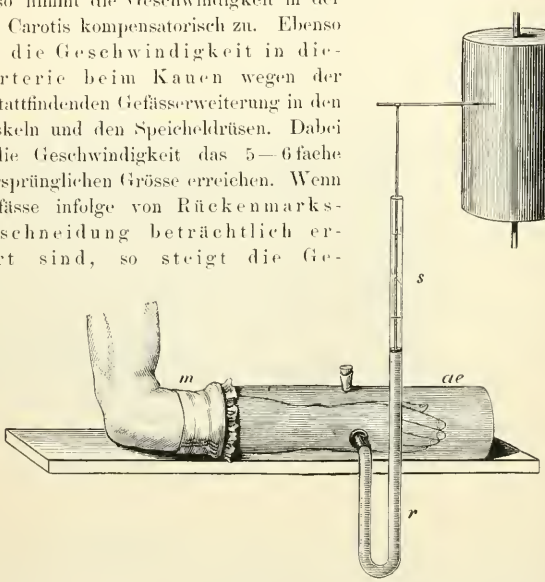
Figur 72. Geschwindigkeits- (V) und Blutdruckkurve ( ), Pferd, Carotis, nach Lortet. Die Linien *1, 2, 3, 4* geben die entsprechenden Punkte in den beiden Kurven an. Die Kammersystole beginnt bei *1*; die Erschlaffung fängt zwischen *3* und *4* an.

Die Bestimmung der Geschwindigkeit des Blutes in einer Arterie kann nur so ausgeführt werden, dass die hierzu nötigen Apparate in die Strombahn eingesetzt werden, ohne dass dadurch die Blutströmung unterbrochen wird. Zur Bestimmung der mittleren Geschwindigkeit hat man mehrere Apparate konstruiert, unter welchen die Stromuhr von Ludwig (Fig. 70) am bekanntesten ist. Sie besteht aus zwei gleichgrossen Glaskugeln (*A, B*), welche nach oben durch eine U-förmige Biegung direkt ineinander übergehen. Durch eine daselbst befindliche Öffnung wird in die eine Kugel *A* Öl, in die andere *B* Kochsalzlösung gebracht und dann die Öffnung geschlossen. Beide Flüssigkeiten berühren einander nach oben. Nun wird das Ende *a* mit dem centralen, das Ende *b* mit dem peripherischen Ende einer Arterie verbunden. Das Blut strömt in *A* hinein und treibt das darin enthaltene Öl nach *B* hinüber, während die daselbst befindliche Kochsalzlösung in das peripherische Ende der Arterie fliesst. Wenn das Blut die Kugel *A* vollständig gefüllt hat, werden die Kugeln umgedreht: in die jetzt mit Öl gefüllte Kugel *B* strömt das Blut hinein, während das in der Kugel *A* befindliche Blut in das peripherische Ende der Arterie strömt; u. s. w. Man zählt nun die in einer gewissen Zeit stattfindenden Umdrehungen und kann daraus, da die Räumlichkeit der Kugeln bekannt ist, die während dieser Zeit durch die Arterie strömende Blutmenge berechnen.

Um die bei jedem Herzschlage stattfindenden Variationen der Geschwindigkeit zu bestimmen, benutzte Vierordt das hydrometrische Pendel. Hängt ein Pendel in einer strömenden Flüssigkeit, so macht es Ausschläge,

deren Grösse von der Geschwindigkeit der Strömung abhängt, und bei kleiner Masse kann es alle Variationen der Geschwindigkeit richtig wiedergeben. Chauveau hat nun dieses Pendel mit einer schreibenden Lufttrommel verbunden und dadurch die Geschwindigkeitsvariationen direkt registriert, sowie nach Graduierung des Apparates in absolutem Masse bestimmt (Fig. 71).

Unter den Resultaten, die man solcher Art gefunden hat, seien die folgenden hier erwähnt. Die Blutgeschwindigkeit ist während der Systole grösser als während der Diastole (vgl. Fig. 72). In der Carotis des Pferdes hat man bei der Systole 520, bei der Diastole 150 mm pro Sekunde gefunden. Wenn die A. carotis einer Seite gebunden wird, so nimmt die Geschwindigkeit in der anderen Carotis kompensatorisch zu. Ebenso steigt die Geschwindigkeit in dieser Arterie beim Kauen wegen der dabei stattfindenden Gefässerweiterung in den Kaumuskeln und den Speicheldrüsen. Dabei kann die Geschwindigkeit das 5—6fache ihrer ursprünglichen Grösse erreichen. Wenn die Gefässe infolge von Rückenmarksdurchschneidung beträchtlich erweitert sind, so steigt die Geschwindigkeit während der Systole beträchtlich an, ist aber während der Diastole ausserordentlich gering. — Zu Ende der Diastole ist die Geschwindigkeit in den peripheren Arterien grösser als in den centralen; bei Beginn der Systole nimmt sie in den centralen beträchtlich, in den peripheren verhältnismässig wenig zu u. s. w.



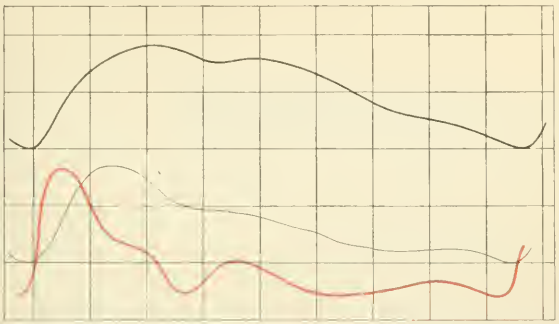
Figur 73. Plethysmograph, nach Fick. *ae*, der Cylinder: *m*, Kautschukmanschette zum Verschluss; *rs*, registrierendes Manometer.

Am Menschen kann man die Variationen der Geschwindigkeit in einer peripheren Arterie bestimmen, ohne jedoch absolute Werte dabei zu erhalten.

Um das Prinzip der Methode zu verstehen, müssen wir daran festhalten, dass das Blut in den peripheren Venen kontinuierlich strömt, in der Regel ohne

irgendwelche von dem Herzschlage oder den Respirationsbewegungen abhängige Schwankungen darzubieten.

Wenn man einen Körperteil, z. B. einen Arm in einen luftdicht schliessenden Blechcylinder bringt und dessen Hohlraum mit einer geeigneten Schreibvorrichtung, z. B. einer MAREY'schen Schreibkapsel oder einem Manometer verbindet (Plethysmograph,

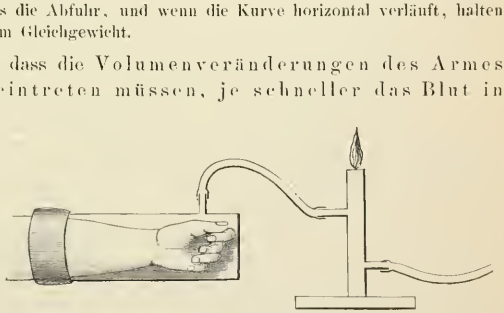


Figur 74. Plethysmographische Kurve (die obere schwarze Linie), Pulskurve (die untere schwarze Linie) und Geschwindigkeitskurve (rot), Mensch; nach Fick. Von links nach rechts zu lesen.

Fig. 73), so schreibt diese eine Kurve, in welcher die einzelnen Herzschläge deutlich hervortreten. — Die hier verzeichneten Schwankungen sind von den Variationen des Volumens des Armes bedingt, diese Kurve, die sogen. plethysmographische Kurve (s. Fig. 74, die oberste Linie), ist also eine Volumenkurve.

Die hier auftretenden Schwankungen sind, da der venöse Rückfluss konstant ist, von Variationen der arteriellen Zufuhr bedingt. Wenn die Kurve steigt, ist die arterielle Zufuhr grösser als der venöse Abfluss; sinkt sie herab, so ist die Zufuhr geringer als die Abfuhr, und wenn die Kurve horizontal verläuft, halten sich Zufuhr und Abfuhr im Gleichgewicht.

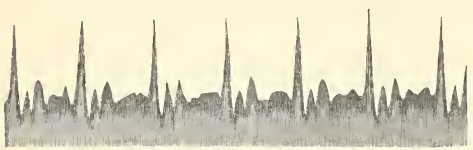
Es ist aber klar, dass die Volumenveränderungen des Armes um so schneller eintreten müssen, je schneller das Blut in die zuführenden Arterien hineinströmt. Wenn wir also die Steilheit der Veränderungen in den verschiedenen Abschnitten der Kurve berechnen, so können wir aus der Volumenkurve die Geschwindigkeitskurve konstruieren (Fick). In Figur 74 stellt die rote Linie die aus der Volumenkurve (die oberste Linie) hergeleitete Geschwindigkeitskurve dar. Die Ähnlichkeit mit der in Figur 72 abgebildeten, mittelst des hydrometrischen Pendels geschriebenen Geschwindigkeitskurve ist unverkennbar. In beiden begegnen wir



Figur 75. Tachograph, nach v. Kries

nach der starken Zunahme einem Abfall, auf den wieder eine Geschwindigkeitszunahme (*t*) folgt. Letztere fällt zeitlich mit der sogen. dikrotischen Erhebung der Pulskurve zusammen (vgl. unten).

v. Kries hat die Geschwindigkeitskurve (Tachogramm) beim Menschen registriert. Zu diesem Zwecke wird der Arm in einen gewöhnlichen Plethysmographen eingeschlossen. Der Hohlraum desselben steht durch einen Schlauch mit einem Bunsenschen Gasbrenner in Verbindung (Fig. 75). Zu diesem kommt das Gas durch den Schlauch rechts. Wenn das Volumen des Armes zunimmt, wird Luft aus dem Plethysmographen in den Brenner herausgetrieben, und die Gasflamme schiesst augenblicklich empor, um sich sodann wieder auf ihre frühere Höhe einzustellen. Ist die Öffnung des Brenners weit genug, so ist die Höhe, auf welche die Flamme emporschiesst, nur von der Geschwindigkeit abhängig, mit welcher das Gas aus dem Plethysmographen herausströmt, was seinerseits aber von der Stromgeschwindigkeit in der zuführenden Arterie bedingt ist. v. Kries hat diese Schwankungen photographiert. Figur 76 ist ein Faksimile eines solchen Tachogrammes.

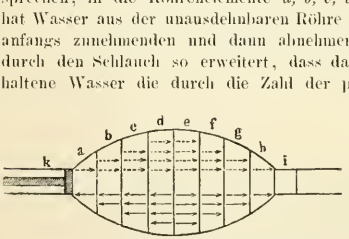


Figur 76. Tachogramm des Unterarms, nach v. Kries. Von links nach rechts zu lesen.

§ 4. Der Arterienpuls.

a. Die Wellenbewegung in elastischen Röhren.

Denken wir uns einen von einer Flüssigkeit gefüllten und ausgedehnten elastischen Schlauch durch unveränderliche Grenzen, die den Querschnitten des Schlauches entsprechen, in die Röhrenelemente *a, b, c, d, e, f, g, h, i* geteilt (Fig. 77). Der Stempel hat Wasser aus der unausdehnbaren Röhre *k* in den ausdehnbaren Schlauch *a i* mit einer anfangs zunehmenden und dann abnehmenden Geschwindigkeit hineingedrängt und dadurch den Schlauch so erweitert, dass das in den verschiedenen Röhrenelementen enthaltene Wasser die durch die Zahl der punktierten Pfeile angedeuteten Geschwindigkeiten angenommen hat. Wenn dann die ringförmigen Teile der Schlauchwand, welche die Röhrenelemente *d e* umschliessen, denjenigen Druck auf das eingeschlossene Wasser ausüben, welchen die durch Linien dargestellten Pfeile anschaulich machen, so übersieht man, dass die in den Röhrenelementen *c, f, g, h* enthaltenen Wasserteilchen in der Richtung *i* beschleunigt werden müssen, da sie sich selbst in dieser Richtung schon bewegen und infolge des durch die linearen Pfeile angedeuteten Druckes in dieser Richtung eine Zunahme der Geschwindigkeit erhalten. Dagegen werden die in den Röhrenabschnitten *d, c, b, a* enthaltenen Wasserteilchen in ihrer Bewegung retardiert, da auf sie in der Richtung *k* der durch die linearen Pfeile angedeutete Druck ausgeübt wird, welcher der Bewegung entgegen ist, in der sich die Teilchen schon befinden. Hierdurch kommt die Flüssigkeit in *a* im nächsten Zeitmomente zur Ruhe, und die ausgedehnte Schlauchwand dieser Abteilung kehrt zu ihrem ursprünglichen Durchmesser zurück, während in demselben Zeitmomente in der Abteilung *i*, in welcher bis jetzt keine Bewegung des Wassers und keine Ausdehnung des Schlauches stattfand, das Wasser in Bewegung gesetzt wird und durch



Figur 77. Schema zur Pulstheorie; nach E. H. Weber.

dasselbe die Schlauchwand eine Ausdehnung erleidet. Auf diese Weise schreitet die Welle um eine Abteilung in der Richtung fort, welche die punktierten Pfeile angeben (E. H. Weber). Und so geht es weiter fort: das Wasser dehnt die Schlauchwand aus, die Schlauchwand drückt auf das Wasser, und in dieser Weise verbreitet sich die Welle mit einer Geschwindigkeit, die sich umgekehrt wie die Quadratwurzel aus dem spezifischen Gewicht der Flüssigkeit und aus dem inneren Durchmesser des Schlauches, und gerade wie die Quadratwurzel aus der Wanddicke und aus dem Elasticitätskoëfficienten des Schlauches verhält (Moens).

Bei ihrer Fortpflanzung im Schlauche wird die Welle durch die Reibungswiderstände mehr oder weniger verändert: ihr Umfang wird geringer, und sie bekommt einen mehr ausgezogenen Verlauf.

Bei einem genügend weiten Schlauch ist, wenn keine Reflexion der Wellen stattfindet, der Druck in jedem Punkte der daselbst stattfindenden Geschwindigkeit proportional. Findet man also in einem gegebenen Falle, dass bei Zunahme des Druckes die Geschwindigkeit abnimmt, so liegt darin ein deutlicher Beweis vor, dass eine Reflexion der Welle irgendwo stattgefunden hat (v. Kries).

Sobald in einen mit einer inkompressiblen Flüssigkeit gefüllten elastischen Schlauch eine neue Flüssigkeitsmenge getrieben wird, entsteht eine Wellenbewegung, die sich als Drucksteigerung durch den Schlauch fortpflanzt. Strömt die Flüssigkeit eine Zeit lang durch den Schlauch, so behält der Druck, wie schon erwähnt, an jedem Orte des Schlauches einen gewissen Wert, dessen Grösse von denselben Gesetzen bestimmt wird, welche für die Strömung einer Flüssigkeit in einem starren Rohr gelten.

Wird das eine Ende eines mit Wasser gefüllten und ausgedehnten elastischen Schlauches durch Entfernung eines Quantums Wasser plötzlich entspannt, so pflanzt sich eine Druckminderung in Form einer negativen Welle nach dem anderen Ende des Schlauches fort. Auch wenn ein gleichmässiger Flüssigkeitsstrom durch einen am peripheren Ende offenen, elastischen Schlauch in centrifugaler Richtung geht, so wird durch die Unterbrechung des Stromes eine negative Welle von der Unterbrechungsstelle gegen das periphere Schlauchende hin fortgepflanzt.

Ausser diesen Wellen entstehen, wenn der Schlauch nicht so lang ist, dass die Wellen ganz erlöschen, an den Schlauchenden durch Reflexion neue Wellen, welche die Wellenbewegung im Schlauch wesentlich beeinflussen. Wenn das Ende des Schlauches, wo die Reflexion stattfindet, geschlossen ist, so wird die Welle mit gleichem Zeichen reflektiert, eine positive Welle als positiv, eine negative als negativ. Ist dagegen das Schlauchende offen, so wird die Welle mit Zeichenwechsel reflektiert, eine positive als negativ, eine negative als positiv. Eine und dieselbe Welle kann durch wiederholte Reflexion mehrmals den Schlauch durchlaufen. Wenn das Schlauchende zum Teil verengt ist, so wird jede primäre positive Welle zum Teil in eine positive und zum Teil in eine negative Reflexwelle verwandelt. Da diese beiden Wellen mit derselben Geschwindigkeit den Schlauch durchlaufen und natürlich mit einander interferieren, so hängt es von dem Grade der Verengerung des Schlauchendes ab, ob die resultierende Welle positiv oder negativ ist, oder ob sie durch die Interferenz gänzlich aufgehoben wird (Grashey).

Geht von einem einfachen Schlauch A an irgend einer Stelle ein Seitenzweig B ab, so dringt jede Wellenbewegung, welche A durchläuft, auch in den Seitenzweig B ein; dabei ist es gleichgültig, ob die Wellenbewegung in dem engen oder in dem weiten Schlauch entsteht. Dieser Satz gilt auch bei mehrfacher Verzweigung, und wir können also allgemein sagen: geht von irgend einer Stelle eines verzweigten Gefässsystems eine Wellenbewegung aus, so pflanzt sich diese in alle Zweige fort, welche mit diesem System in Kommunikation stehen.

Was die Reflexion der Wellen in einem solchen System betrifft, so erscheint sie in der Regel an jeder Teilungsstelle des Schlauches. Nur dann findet keine Reflexion statt, wenn an der Stelle der Diskontinuität die Querschnitte sich in demselben Verhältnis ändern wie die Fortpflanzungsgeschwindigkeiten (v. Kries).

Im arteriellen Systeme finden sich alle Bedingungen für das Entstehen von primären und reflektierten Wellen und von Interferenz. Die Schwierigkeit liegt nur darin, unter den theoretisch möglichen Wellenbewegungen diejenigen herauszufinden, welche die Eigentümlichkeit des Arterienpulses bewirken.

b. Der Arterienpuls.

Schon die älteren Ärzte unterschieden beim Puls eine Menge verschiedener Eigentümlichkeiten, die Pulsqualitäten, welche sich auf vier Grundqualitäten zurückführen lassen: die Frequenz, die Grösse, die Schnelligkeit und die Härte.

In Bezug auf die Frequenz unterscheidet man den häufigen *(p. frequens)* und seltenen Puls *(p. rarus)*. — In Bezug auf die Grösse unterscheidet man einen grossen *(p. magnus)*, bei welchem die Expansion der Arterie unter dem tastenden Finger gross ist, und einen kleinen *(p. parvus)*, bei welchem diese Expansion klein ist. — In Bezug auf die Schnelligkeit unterscheidet man einen schnellen Puls *(p. celer)*, bei welchem die Arterie rasch gegen den Finger andringt und ebenso rasch zurückgeht, und einen trägen *(p. tardus)*, bei welchem dies weniger rasch geschieht. — In Bezug auf die Härte unterscheidet man einen harten Puls *(p. durus)*, den Puls einer Arterie, welche sich nur schwer mit dem Finger zusammendrücken lässt, und einen weichen Puls *(p. mollis)*, bei welchem die Arterie leicht zusammendrückbar ist. Auf diese vier Grundqualitäten lässt sich eine Reihe weiter benannter Pulsqualitäten zurückführen, welche wir jedoch hier nicht erörtern können.

Grössere Fortschritte machte die Pulslehre, seitdem E. H. Weber dem Puls eine allgemeine physikalische Deutung gab (1850), und Vierordt zeigte, dass der Puls graphisch registriert werden kann (1855). Der erste Pulsschreiber (Sphygmograph), der richtige Pulskurven zeichnete, wurde etwas später (1860) von Marey angegeben.

Der wichtigste Teil des Sphygmographen (Fig. 78) ist die Stahlfeder *p*, welche eine Pelote trägt, die gegen die Arterie drückt. Diese Feder nimmt die Bewegungen der Arterie auf und überträgt sie dem Schreibhebel, welcher dieselben in vergrössertem Massstabe auf eine von einem kleinen Uhrwerk bewegte Schreibfläche aufzeichnet. Die Bewegungen der Feder werden durch die mit der Pelote gelenkig verbundene Schraube (*s*) auf den Schreibhebel übertragen. Der ganze Apparat wird mittelst einer Bandage an das untere Ende des Unterarmes befestigt. Mittelst einer Schraube kann die Spannung der Feder reguliert werden (Fig. 79).

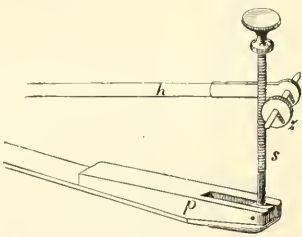
Es giebt eine sehr grosse Menge von Modifikationen dieses Instrumentes.

Auch benutzt man vielfach, besonders wenn es gilt, Pulskurven von zwei oder mehreren Arterien oder die Pulskurve und das Kardiogramm gleichzeitig zu registrieren, die Methode mittelst Lufttransport. Man befestigt eine aufnehmende Luftkapsel von etwa derselben Konstruktion wie die bei der Aufnahme des Herzstosses beschriebene über die zu untersuchende Arterie und verbindet sie in gewöhnlicher Weise mit der Schreibkapsel (vgl. S. 14, Fig. 13).

Inwiefern stellt der Sphygmograph die Pulskurve richtig dar? Man hat den Sphygmographen vielfach geprüft und gefunden, dass derselbe die zu registrierenden Bewegungen überraschend richtig angiebt. Es hat sich z. B. herausgestellt, dass er die von vornherein bekannte Wellenbewegung in einem elastischen Schlauch

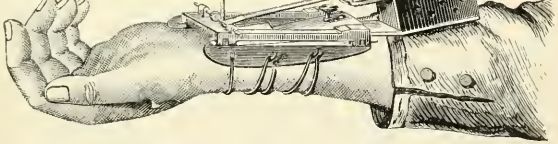
sehr genau wiedergiebt: dass die Pulskurve ganz dasselbe Aussehen hat, wenn die Pulsationen ohne Vergrösserung geschrieben werden, wo also die Eigenschwingungen des Hebels auf ein Minimum reduciert sind; dass man Pulskurven bekommt, welche den mit dem Sphygmographen geschriebenen ganz ähnlich sind, wenn man an die Haut über der Arterie einen äusserst kleinen Spiegel befestigt, der das Licht auf die gegenüberliegende Wand reflektiert u. s. w.

Jedoch dürfen wir uns nicht vorstellen, dass jeder Sphygmograph in gleich vollkommener Weise die Wellenbewegung zeichnet; im Gegenteil ereignet es sich gar oft, dass das Instrument die Kurve wesentlich entstellt. Es ist daher bei jeder genaueren graphischen Untersuchung des Pulses notwendig, sich von der Leistungsfähigkeit und der erlaubten maximalen Geschwindigkeit des Schreibhebels zu vergewissern.



Figur 78. Sphygmograph von Marey.

Die Geschwindigkeit der Pulswelle wird dadurch gemessen, dass von zwei weit voneinander liegenden Arterien die Pulskurven gleichzeitig aufgenommen werden. Die dabei gefundene Fortpflanzungsgeschwindigkeit variiert bei verschiedenen Individuen und bei demselben Individuum unter verschiedenen Umständen und beträgt bei einem gesunden Menschen etwa 7—10 m in der Sekunde. Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit wird grösser, je grösser der Elasticitätskoefficient ist, sie nimmt also bei einer Steigerung des Blutdruckes zu, denn mit steigendem Druck nimmt, wenigstens von einer gewissen Grenze an, der Elasticitätskoefficient der Arterienwand zu.


Figur 79. Sphygmograph von Marey.

Die Wellenlänge der Pulswelle berechnet sich nach der Formel $n \times \lambda = h$; $\lambda = \frac{h}{n}$, wo h die Fortpflanzungsgeschwindigkeit und n die Schwingungszahl ist. Da bei jeder Kammersystole das Blut während etwa 0.2 Sekunde in die Aorta hineingetrieben wird, ist die Schwingungszahl gleich 5. Bei einer Geschwindigkeit von 8 m wird also $\lambda = \frac{8}{5} = 1.6$ m. Bei einem erwachsenen Manne beträgt die Wegstrecke vom Herzen bis zu den entferntesten Arterien etwa ebensoviel. Nur die allerlängsten Arterienbahnen des Körpers sind also genügend lang, um

die ganze Länge einer Pulswelle aufzunehmen, und das Ende der Pulswelle entsteht in der Aorta erst, nachdem der Anfang bereits zu den peripheren Arterien gekommen ist.

Der in der Pulskurve ausgedrückte Vorgang ist der Druckverlauf in der Arterie, da ja die Bewegungen der Pelote durch die Druckveränderungen in der Arterie hervorgerufen werden. Indes stellt diese Druckkurve nicht die absolute Grösse der arteriellen Druckschwankungen dar, denn der arterielle Druck wird nicht allein von der Pelote, sondern auch von der Arterienwand und von den umgebenden Weichteilen getragen.

Der Sphygmograph wird auch von anderen Bewegungen als denen des Blutes in den Arterien beeinflusst; z. B. durch Veränderungen des Turgors des betreffenden Körperteils. Wenn der Rückfluss des Blutes aus den Venen erschwert wird, so steigt im Sphygmogramm die ganze Kurvenreihe, weil die schwellende Haut die Federspannung erhöht. Aus dem Ansteigen der Kurvenreihe darf man also hier nicht auf eine Erhöhung des Blutdruckes schliessen.

Bei Anwendung geeigneter Apparate bietet die Pulskurve eine Reihe von Eigentümlichkeiten dar, unter welchen sich einige mehr oder weniger ausgeprägt konstant wiederfinden, gleichgültig an welcher Arterie die Pulskurve aufgenommen ist.

Die Pulskurve (Fig. 80, vgl. auch Fig. 12, S. 14) beginnt mit einem ziemlich steil aufsteigenden Aste, welcher der bei der Einströmung des Blutes in die Aorta entstehenden positiven Welle entspricht. Diese Linie erreicht gewöhnlich in einer ununterbrochenen Steigung ihren höchsten Gipfel, von wo aus sodann der herabsteigende Ast der Pulskurve beginnt. Dieser zeigt mehrere Diskontinuitäten, unter welchen wenigstens eine und zwar die zweite Erhebung (Fig. 80) bei allen Pulskurven vorkommt. Diese Erhebung wird als die dikrotische Erhebung bezeichnet. Dass dieselbe kein Kunstprodukt ist, geht aus den schon erwähnten Prüfungen des Sphygmographen hervor.

Die dikrotische Erhebung ist ohne jeden Zweifel eine centrifugallaufende positive Welle. Wie sie aber entsteht, darüber sind die Ansichten noch geteilt, obgleich zur Zeit eigentlich nur zwei Hypothesen diskutierbar sind. Nach der einen ist die dikrotische Erhebung davon bedingt, dass die primäre Pulswelle an der Peripherie des arteriellen Systemes ohne Zeichenwechsel, also als positive Welle reflektiert wird. Diese reflektierte Welle gelangt in die Aorta, stösst gegen die geschlossenen Semilunarklappen und wird an denselben und zwar wieder ohne Zeichenwechsel nochmals reflektiert. Diese (zweite) Reflexion an den Semilunarklappen stellt die Ursache der Dikrotie dar.

Nach der anderen Hypothese wäre die Dikrotie in folgender Weise entstanden. Wenn die Herzkontraktion aufhört und die Semilunarklappen nicht mehr von dem im Herzen befindlichen

Blut und von den Muskelpolstern (vgl. S. 144) unterstützt werden, so entsteht eine von der Aortenwurzel ausgehende, centrifugal verlaufende, negative Welle, und ein Teil des Aortablutes strömt gegen das Herz zurück. Wenn dieses zurückweichende Blut gegen die schon vorher geschlossenen Semilunarklappen anschlägt, entsteht im Aortaanfang eine centrifugal verlaufende positive Welle — die dikrotische Erhebung.

Es ist nicht möglich, diese beiden Erklärungsprinzipien hier näher zu erörtern; beide haben hervorragende Verteidiger, und eine Übereinstimmung findet sich noch lange nicht in dieser Hinsicht.

In welcher Weise man auch das Zustandekommen der Dikrotie auffassen mag, so haben jedenfalls die an der Peripherie des arteriellen Systemes reflektierten Wellen auf die Gestalt der Pulskurve einen sehr wesentlichen Einfluss. Die reflektierten Wellen interferieren mit den rechtläufigen, sie verbreiten sich auf benachbarte Arterien, pflanzen sich dort rechtläufig fort und interferieren mit den daselbst rechtläufigen oder centripetalen Wellen. Hierdurch kann eine grosse Mannigfachheit der Pulsbilder und eine grössere oder geringere Zahl von sekundären und tertiären Erhebungen in der Pulskurve entstehen, welche wir hier jedoch übergehen müssen.

Figur 80. Puls der A. radialis, mit Mareys Sphygmograph aufgezeichnet; nach Langendorff. Von links nach rechts zu lesen.

Man hat vielfach versucht, aus der Pulskurve Schlüsse in Bezug auf die Herzthätigkeit, den Zustand der Gefässe und den Blutdruck zu ziehen. Dies ist auch zum Teil möglich, muss aber mit grosser Vorsicht geschehen.

Die Pulskurve kann einige, wenn auch nur approximative Aufschlüsse über den zeitlichen Verlauf der Herzthätigkeit geben. Der Beginn der Pulskurve entspricht natürlich dem Eintritt der Blutwelle in die Arterie, der Anfang der dikrotischen Erhebung ist mit dem Anfang der entsprechenden Erhebung am Kardiogramm synchronisch. Da dieser Punkt ein klein wenig nach dem Schluss der Semilunarklappen erscheint (vgl. S. 155), ist also die zeitliche Entfernung zwischen dem Beginn der Pulskurve und der Dikrotie etwas grösser als die Zeit, während welcher die linke Kammer und die Arterien in offener Verbindung mit einander stehen.

Man könnte sich denken, dass eine Pulskurve von grosser Amplitude der Ausdruck eines grossen Schlagvolumens beim Herzen wäre. Dies ist indessen nur sehr bedingt der Fall, denn die Pulskurve einer bestimmten Arterie ist in einem so hohen Grade von dem Tonus dieser Arterie und von dem Widerstande in ihrer peripheren Verästelung abhängig, dass irgend eine bestimmte Beziehung zwischen Schlagvolumen und Pulsgrösse nicht aufgestellt werden kann.

Eine grosse Amplitude der Pulskurve ist ferner keineswegs der Ausdruck eines hohen Blutdruckes, sondern bezeugt im besten Falle nur, dass die Druckschwankung eine grosse ist. Da wir nun aber wissen, dass die systolische Druckschwankung innerhalb gewisser Grenzen in der Regel bei einem hohen Druck geringer ist als bei einem niedrigen, so könnte man möglicherweise sagen, dass unter sonst gleichen Umständen die grössere Amplitude einem niedrigeren Blutdruck

entspricht. Auch dies ist indes nicht gestattet, denn hier spielt wieder die Kontraktionsgrösse der untersuchten Arterie eine bestimmende Rolle.

Die Grösse der dikrotischen Erhebung ist vielfach als Ausdruck des eben stattfindenden Druckes aufgefasst worden, und zwar soll die Dikrotie bei einem niedrigen Druck stärker als bei einem hohen entwickelt sein. Dies trifft in der That in vielen Fällen zu. Es kommen aber auch Ausnahmen vor, indem z. B. der Grad der Erweiterung eines einzelnen Arteriengebietes für die Stärke der Dikrotie im Pulse der betreffenden Arterie von massgebender Bedeutung sein kann.

Dies alles zeigt, wie vorsichtig man sein muss, wenn man aus der Pulskurve Schlussfolgerungen hinsichtlich des Zustandes des Gefässsystemes ziehen will.

Der Puls ist eine Erscheinung, die in der Regel nur bei den Arterien vorkommt. Dies erklärt sich dadurch, dass in jedem elastischen Schlauche die Welle infolge der Reibung endlich erlischt. Bei einem unverzweigten Schlauch sind hierzu sehr grosse Wegstrecken nötig, bei einem aus mehreren Ästen zusammengesetzten, wie dem Gefässsysteme, wird das Erlöschen der Wellen von jeder Verzweigung beschleunigt, denn dadurch wird die gesamte Röhrenwand grösser, und dies bedingt einen stärkeren Verbrauch der lebendigen Kraft der Welle. Ferner wird die Welle an jedem Ort, wo die Gefässwand Veränderungen darbietet, zum grösseren oder kleineren Teil reflektiert, und zufolge dessen wird die Welle früher als sonst erlöschen.

§ 5. Allgemeine Übersicht über die Bewegung des Blutes in den Arterien.

Nachdem wir die Einzelheiten der Blutbewegung in den Arterien kennen gelernt haben, erübrigt es, dieselben zu einem Ganzen zu verbinden, wobei wir der Darstellung von E. H. Weber folgen wollen.

Wir nehmen an, dass das Herz nur aus einer Kammer besteht, sowie dass in einem gegebenen Augenblick das Blut in sämtlichen Abteilungen des Gefässsystems unter demselben Druck steht.

Bei der Kontraktion der Kammer schliessen sich die Atrioventricularklappen und hindern das Blut, rückwärts zu strömen. Alles Blut wird daher nach den Arterien gedrängt. Wären diese starre Röhren, so könnte kein Blut in dieselben eindringen, ohne dass die ganze Blutsäule in allen ihren Teilen gleichzeitig in Bewegung geriete. Es würde also keine Welle, sondern nur eine Strömung von Blut entstehen, die gerade so lange dauerte als die Kontraktion der Kammer. Da nun aber die Arterien elastische Röhren sind, so geschieht die Verschiebung der Blutteile successiv, und die von der Kammer ausgetriebene Blutmenge findet zuerst Platz in dem sich ausdehnenden Teile des arteriellen Systems und erzeugt daselbst eine positive Welle, die sich durch das Gefässsystem verbreitet.

Wären keine Semilunarklappen vorhanden und hörte die Kammerkontraktion sofort nach der Austreibung des Blutes auf, so würden die gespannten Arterien sogleich einen Teil des Blutes nötigen, rückwärts nach der Kammer auszuweichen.

Da nun dies aber von den Semilunarklappen verhindert wird, so werden durch jede Kammersystole die Blutteile im Gefässsysteme wellenförmig ein Stückchen weiter fortbewegt und also im Kreise herumbewegt, ohne dass sie durch Strömen fortfliessen.

Sobald das Herz nach der Systole erschlafft und sich die Atrioventricularklappen öffnen, so dringt das Blut von den Venen her nach dem Herzen herein und bildet dadurch eine negative Welle, die nach den Venen hin fortschreitet. Die mit dem Herzen in Verbindung stehenden Klappen haben also die Wirkung, dass bei der periodisch abwechselnden Systole und Diastole vom Herzen positive Wellen nur nach den Arterien, negative nur nach den Venen ausgehen.

Wenn das Gefässsystem nirgends beengt wäre, durchliefe jede positive Welle das ganze System mit einer grossen Geschwindigkeit und bewirkte, dass sich das Blut, bevor noch eine neue Kammersystole erfolgt, im ganzen System ins Gleichgewicht setzte. Anders verhält es sich aber wegen des Widerstandes in den kleinsten Arterien und Venen und besonders in den Kapillaren. Das Blut kann dort wegen der Friktion nicht so schnell hindurchdringen, als es zur Fortpflanzung der positiven Welle erforderlich ist. Die Wellenbewegung wird daher durch die Kapillaren u. s. w. reflektiert und unmerklich gemacht, so dass in normalem Zustande der Puls in den Venen nicht mehr wahrgenommen werden kann.

Wiederholen sich nun die periodisch erfolgenden Herzkontraktionen schnell genug, so entsteht in den Arterien eine Anhäufung des Blutes, denn mit jeder Systole wird mehr Blut in die Arterien getrieben, als während derselben Zeit nach den Venen hinüber dringen kann. In den Venen entsteht bei jeder Diastole des Herzens wiederum eine noch grössere Verminderung des Blutes, weil aus ihnen mehr Blut in das Herz hinübertritt, als von den Arterien durch die Kapillaren nach ihnen gelangt. In dieser Weise nimmt die Menge des Blutes in den Arterien so lange zu und in den Venen so lange ab, bis die Druckdifferenz zwischen beiden so gross ist, dass von einer Herzsystole zur anderen gerade so viel Blut durch die Kapillaren dringt, als vom Herzen in die Arterien getrieben wird. Ist dieser Grad der Druckdifferenz in den beiden Abteilungen des Gefässsystemes eingetreten, so kann nun, wenn die Herzthätigkeit auf gleiche Weise fortgeht, ein beharrlicher Zustand eintreten, bei welchem der Druck in den Arterien beträchtlich grösser ist als in den Venen.

Sobald also eine in Betracht kommende Druckdifferenz in den Arterien und Venen eingetreten ist, so wird die Bewegung des Blutes aus jenen nach diesen nicht mehr bloss durch die Wellen, sondern auch durch Strömung bewirkt, und das Blut fährt daher noch einige Zeit fort, sich von den Arterien nach den Venen zu bewegen, auch wenn das Herz stillsteht.

Dieser stationäre Zustand wird durch alle Einflüsse, welche den Widerstand in den Gefässen oder die Herzenergie verändern, aufgehoben, bis

wieder ein neuer Gleichgewichtszustand erzeugt wird. Bei jeder Druckschwankung treten also Veränderungen des Blutstromes in der einen oder anderen Richtung ein.

§ 6. Die Strömung des Blutes in den Kapillaren.

Im Gefässsystem stellen die Kapillaren unbedingt den wichtigsten Abschnitt dar. Die Aufgabe des Kreislaufes besteht darin, den Organen das Verbrennungsmaterial und den Sauerstoff zuzuführen, wie auch darin, die Organe von den Abfallstoffen zu befreien.

Dieser Austausch zwischen dem Blut und den Geweben findet in den Kapillaren statt. In diesen ist das Blut nur durch eine dünne, aus einer einzigen Zellenschicht bestehende Wand von der Gewebsflüssigkeit getrennt. Die Arterien und die Venen sind nur Röhren, welche das Blut nach oder von den Kapillaren leiten. Diese stellen den Knotenpunkt des ganzen Gefässsystemes dar.

Der hohe Druck, welcher in den Arterien herrscht, ist notwendig, damit das Blut unter einem genügend hohen Druck und mit einer genügenden Geschwindigkeit durch die Kapillaren strömen kann.

Da in den Geweben besonders Sauerstoff in reichlicher Menge aufgezehrt wird, ist es selbstverständlich von grosser Wichtigkeit, dass das Blut mit einer nicht zu geringen Geschwindigkeit in den Kapillaren strömt, weil das Blut bei einer zu geringen Geschwindigkeit während seiner Strömung in den Kapillaren in einem zu hohen Grade arm an Sauerstoff wird und also in ungenügender Menge die Gewebe damit versorgt.

Wenn der Druck des Blutes in der Aorta herabsinkt, so wird auch der Druck in den Kapillaren erniedrigt. Wenn eine Arterie verengt wird, so steigt freilich der Seitendruck in dieser Arterie central von dem Orte der Verengerung, zu gleicher Zeit nehmen aber Druck und Geschwindigkeit peripher davon, d. h. in den Kapillaren ab. Wenn eine Arterie ceteris paribus erweitert wird, kann der Seitendruck in dieser Arterie herabsinken; in die Kapillaren strömt aber eine reichlichere Blutmenge, und der Druck in denselben steigt.

Alle die verwickelten Mechanismen, durch welche die Konstanz des Blutdruckes geregelt wird, bezwecken, einen normalen Blutdruck in der Aorta herzustellen, damit das Blut auch in den Kapillaren unter einem normalen Druck ströme.

Die Blutmenge des Körpers ist nicht so gross, dass dieselbe bei der bestehenden Anordnung des Gefässsystemes einen so hohen Aortendruck wie den thatsächlich existierenden, ermöglichen könnte, wenn diese Blutmenge auf alle Kapillarsysteme des Körpers gleichmässig verteilt und überall so gross wäre, wie sie jedes Organ zum Maximum seiner Thätigkeit nötig hat. In der That schwankt auch der Blutgehalt der Kapillaren unaufhörlich und zwar in der Weise, dass ein Organ, dem augenblicklich eine

stärkere Arbeit obliegt, eine grössere Blutzufuhr bekommt, als wenn es verhältnismässig ruhend ist.

Dies geschieht dadurch, dass sich die dem betreffenden Organ angehörenden Arterien erweitern, während Arterien, die nach anderen Organen Blut leiten, enger werden. Hierdurch wird das Herabsinken des Aortendruckes vermieden, das sonst wegen der soeben besprochenen Gefässerweiterung stattfinden würde. Dann muss natürlich das Blut reichlicher nach dem durch Erweiterung ihrer Arterien stärker geöffneten Kapillarsystem strömen. Druck und Geschwindigkeit werden hier zunehmen.

In den Kapillaren strömt das Blut in folgender Weise. Wenn das Kapillargefäss nicht gar zu klein ist, so dass es von den Blutkörperchen vollständig ausgefüllt wird, so bewegen sich die roten Blutkörperchen mit ihrem Durchmesser in der Richtung des Stromes im centralen Strahl, und zwischen diesem und der Gefässwand kann ein heller, von Plasma erfüllter Raum unterschieden werden. In diesem Raum findet man mehr oder weniger zahlreiche farblose Blutkörperchen, welche sich daselbst bald in Ruhe befinden, bald eine kleine Strecke äusserst langsam fortrollen, dann wieder ein Weilchen liegen bleiben u. s. w.

In der Regel ist der Strom in den Kapillaren kontinuierlich. Es giebt aber Abweichungen von dieser Regel. Bei einer genügend starken Erweiterung der kleinen Arterien in einem gewissen Gefässgebiet z. B. bietet der Blutstrom in den Kapillaren rhythmische, mit den Herzschlägen synchronische Schwankungen dar. Diese Erscheinung erklärt sich durch die Erweiterung der zuführenden Arterie. Der kontinuierliche Strom setzt nämlich voraus, dass das Blut in den kleinen Arterien einem genügend starken Widerstand begegnet. Ist dies nicht der Fall und stehen also die Kapillaren in einer genügend weiten Kommunikation mit den zuführenden Arterien, so machen sich die bei jedem Herzschlag stattfindenden Schwankungen des Druckes und der Geschwindigkeit auch in den Kapillaren geltend.

Figur 81. Apparat zur Bestimmung des Blutdruckes in den Kapillaren, nach Ludwig. Das Glasplättchen *a* wird auf die Haut gelegt und die Schale *b* mittelst Gewichte belastet, bis die unter *a* liegende Haut ihre Farbe verändert.

Am mikroskopischen Bilde des Kapillarstromes kann man die Stromgeschwindigkeit einfach dadurch bestimmen, dass man die Zeit beobachtet, welche ein bestimmtes Blutkörperchen braucht, um einen durch ein Okularmikrometer gemessenen Weg zurückzulegen. Die so bestimmte Geschwindigkeit beträgt etwa 0.5—0.8 mm pro Sekunde.

Diese Werte sind aber maximal, denn sie beziehen sich auf die Strömung in den centralen Teilen des Gefässes. Die mittlere Geschwindigkeit ist also jedenfalls etwas geringer.

Den Blutdruck in den Kapillaren hat man in der Weise zu bestimmen gesucht, dass man den an der Aussenfläche der Haut oder des Zahnfleisches stattfindenden Druck gemessen hat (Fig. 81), bei welchem eine deutliche Farbenveränderung der Haut erschien; diese soll das Zeichen sein, dass die oberflächlichsten Kapillaren vollständig komprimiert wären. Die Fehlergrenzen der Methode sind ziemlich gross, und die erhaltenen Werte können daher nur als eine erste Approximation aufgefasst werden, was um

so mehr der Fall ist, wenn wir bedenken, dass der so bestimmte Druck nicht der ganze Kapillardruck ist, denn auf die äussere Seite der Kapillarwand wirkt die Gewebsflüssigkeit mit einem Gegendruck, der von der Spannung und dem Turgor der Haut abhängig ist.

Die Werte des Kapillardruckes, die man erhält, wenn die Wirkung des hydrostatischen Druckes der Blutsäule ausgeschlossen ist, d. h. wenn das untersuchte Kapillargebiet in demselben Niveau als das Herz liegt, beträgt etwa 33 mm Hg (N. v. Kries, Zahnfleisch des Kaninchens). Da der Aortadruck beim Kaninchen etwa 100—120 mm Hg beträgt, wäre also der Kapillardruck $^1/_3$—$^2/_7$ des Aortadruckes.

Die Kapillarwand ist aus platten, ausgezogenen Zellen zusammengesetzt, welche mit ihren Rändern aneinander stossen und kontraktil sind. Welche Bedeutung diese Kontraktilität hat, ist noch lange nicht klar. Wir wissen nur, dass die Weite der Kapillaren unabhängig vom Blutdrucke schwankt, und es ist daher nicht unwahrscheinlich, dass sie bei der Regulierung der Blutzufuhr zu den verschiedenen Organen die kleinen Arterien unterstützen.

Nerven laufen in reichlicher Menge zu den Kapillaren. Bis jetzt ist es doch nicht gelungen, durch Nervenreizung irgend eine Wirkung auf die Weite der Kapillaren zu erzielen. Es ist übrigens nicht unmöglich, dass diese Nerven, ebenso wie die Formveränderungen der Kapillarwand, beim Stoffwechsel, der in den Kapillaren zwischen dem Blute und der Gewebsflüssigkeit stattfindet, in irgend einer Weise mitwirken können. Darüber wissen wir aber vorläufig nichts.

§ 7. Die Strömung des Blutes in den Venen.

a. Druck und Geschwindigkeit in den Venen.

Die kubische Erweiterung der Venen bei verschieden grossem inneren Druck verhält sich ganz wie die Längsdehnung bei verschieden grosser Belastung, und zwar hat sie bei einem niedrigen inneren Druck ihr Maximum und nimmt bei zunehmendem Druck immer mehr ab (s. Fig. 82). Die Venen verhalten sich also in dieser Hinsicht anders als die Arterien (vgl. S. 179). Wie bei den Arterien ist auch bei den Venen die Festigkeit in normalem Zustande sehr gross.

Die wesentliche physiologische Aufgabe der Venen ist die, das Blut zum Herzen zurückzuführen. Die Kraft, welche das Blut in ihnen vorwärts treibt, ist natürlich die Herzaktion. Die starke Reibung, welche in den kleinen Arterien und ganz besonders in den Kapillaren stattfindet, hat aber den grössten Teil der disponiblen Triebkraft schon verbraucht, und demzufolge ist die totale Energie, welche das Blut nunmehr besitzt, nur ein kleiner Bruchteil von derjenigen, die es beim Herausströmen aus dem Herzen besass. Der grösste Teil davon ist während der Blutströmung durch die Arterien und Kapillaren in Wärme umgesetzt worden.

Damit keine Störungen in der Blutbewegung stattfinden, ist es notwendig, dass das Blut im allgemeinen in gleich grosser Menge zu dem Herzen strömt, wie es aus dem Herzen in die Arterien hineingetrieben ist, was auch durch direkte Beobachtungen bestätigt

worden ist (Cyon und Steinmann). Hierbei haben die Muskeln der Venenwand eine wichtige Aufgabe, indem sie das Volumen der Venen nach der Blutmenge des Körpers anpassen.

Dass der Seitendruck in den Venen bedeutend geringer als in den Arterien sein muss, ist ohne weiteres einleuchtend. Um den Druck in einer Vene zu bestimmen, benutzt man, damit keine Stauung auftrete, eine T-Kanüle und wegen des geringen Druckes statt Quecksilber eine Sodalösung im Manometer. In den centralen Venen ist der Blutdruck bei unversehrtem Brustkasten negativ, wegen der in der Brusthöhle stattfindenden Ansaugung. In mehr peripheren Venen wird er positiv und ist um so höher, je ferner die untersuchte Vene vom Herzen liegt, z. B. (beim Schaf) Jugularis dextra 0.2, Facialis externa 3.0, Facialis interna 5.2, Brachialis 4.1, ein Ast derselben 9.0, Cruralis 11.4 mm Hg (Jacobson).

Wie im arteriellen Systeme so ist auch in den Venen der Druck von der in der Zeiteinheit aus dem Herzen strömenden Blutmenge und vom Widerstande abhängig. Stossen die Venen bei ihrer Entleerung auf einen grossen Widerstand, so steigt der Druck in ihnen. Dies findet z. B. statt bei einer Verlangsamung oder einem Stillstande des Herzens infolge einer Vagusreizung: hier vermag das rechte Herz nicht, alles Blut, das sich in den Venen ansammelt, weiterzutreiben, es bleibt dort stauen, und der venöse Druck steigt. Wenn trotz der Verlangsamung das rechte Herz dennoch in der Zeiteinheit ebensoviel Blut als vorher heraustreibt, so erleidet der Venendruck keine Veränderung. — Ebenso wird der Druck in den Venen gesteigert, wenn die Lungen unter einem genügend starken Druck aufgeblasen werden, denn dadurch wird die Strömung des Blutes in die intrathoracalen Venen verhindert und die Entleerung der rechten Herzkammer erschwert.

Figur 82. Die kubische Erweiterung der Vena cava inferior (Katze) bei gleich grosser Steigerung des inneren Druckes, nach Roy.

Auf der anderen Seite sinkt der Venendruck zufolge aller der Umstände herab, welche die Rückkehr des Blutes nach dem rechten Herzen und dessen Entleerung begünstigen, z. B. bei der Beschleunigung nach Vagusdurchschneidung, wenn das Herz dabei in der Zeiteinheit eine grössere Blutmenge als vorher austreibt.

Diese Einflüsse machen sich in erster Linie auf die centralen Venen geltend. Bei den peripheren hängt der Druck wesentlich von den Variationen der Blutfülle und des Widerstandes in den Arterien ab. Wenn eine Arterie vollständig zugeklemmt wird, so sinkt der Druck in der entsprechenden Vene, bis er sich mit dem Minimaldruck in demjenigen grösseren Venenstamm, in welchen sie mündet, ins Gleichgewicht stellt. Wenn eine Vene gebunden wird, so steigt der Druck peripher von der

Ligatur, weil in diesem Falle die Vene nur ein blindes Endstück der Arterie darstellt.

b. Mechanismen, welche die Blutströmung in den Venen erleichtern.

Die Blutströmung in den Venen kann leicht durch allerlei äussere Einflüsse gestört werden. Ihrer Wirkung wird jedoch durch mehrere besondere Mechanismen entgegengewirkt.

Ein derartiger Mechanismus ist die schon besprochene Ansaugung in der Brusthöhle, sowie die vom Herzen selbst ausgeübte Saugwirkung.

Figur 83. Die Stellung des Körpers, bei der das Venensystem im allgemeinen möglichst gespannt ist, nach Braune.

Hierzu kommen noch andere Umstände, welche in Verbindung mit den Venenklappen der etwaigen Blutstauung in den Venen wesentlich entgegenwirken.

Die von Fabricius ab Aquapendente 1574 entdeckten Venenklappen sind halbmondförmige Duplikaturen der inneren Venenhaut und so gestellt, dass sie sich in der Richtung nach dem Herzen öffnen, die Strömung des Blutes in entgegengesetzter Richtung aber verhindern. In der Regel stehen je zwei solcher Klappen einander gegenüber.

Wenn ein äusserer Druck auf eine Vene ausgeübt wird, so wird die zurücklaufende Bewegung des Blutes von der nächsten Klappe gehemmt, und dies wird daher gezwungen, sich in der Richtung nach dem Herzen zu bewegen. Ein intermittierender Druck auf eine Vene fördert also die Blutbewegung in derselben: die Blutmenge, die einmal eine Klappe passiert hat, kann nicht zurück nach den Kapillaren strömen. Dies findet bei allen gewöhnlichen Muskelbewegungen statt, bei welchen die Muskeln ja niemals anhaltend krampfhaft kontrahiert sind. In derselben Weise wirken die Pulsationen der Arterien auf deren Satellitvenen.

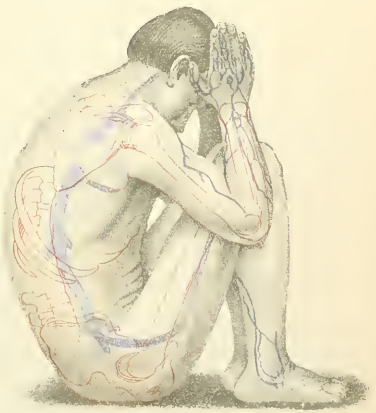
Dagegen können die Klappen nicht dem Hindernis, welches durch einen ununterbrochenen Druck ausgeübt wird, entgegenwirken.

Eine andere mitwirkende Ursache zur Rückströmung des venösen Blutes liegt in den Lageveränderungen des Körpers.

Die unter dem Lig. Poupartii und in der Fossa ovalis liegende Schenkelvene wird blutleer und fällt zusammen, wenn man den Oberschenkel scharf nach aussen rollt und ihn zugleich nach hinten bewegt und dadurch möglichst streckt. Dagegen füllt sie sich wieder strotzend mit Blut, sobald man den Schenkel wieder in seine frühere Lage zurückbringt und ihn dabei noch mehr nach vorn erhebt und möglichst beugt. Diese Lageveränderungen finden bei jedem Schritt statt, den wir thun (Braune).

Endlich besitzen wir in Spannungsveränderungen der Venen ein Mittel, das Blut vorwärts zu treiben. Bei Verlängerung wird das Volumen der Vene vergrössert, und die Vene übt also eine Ansaugung aus.

Für das Venensystem der oberen Extremitäten erhält man eine allgemeine Spannung — also Ansaugung — wenn mit geballter und im Handgelenk gebeugter Faust die Arme horizontal ausgestreckt und in dieser Haltung in einer Drehungsebene nach hinten bewegt werden, und eine allgemeine Erschlaffung, wenn mit gestreckten Fingern und dorsalflektierter Hand die im Ellenbogengelenk gebeugten Arme an den Thorax gelegt werden. Die Venen der unteren Extremität werden im allgemeinen gespannt, wenn man die Oberschenkel möglichst weit spreizt, womit eine Auswärtsrollung im Hüftgelenk, eine Streckung des Knies und des Fusses verbunden ist. Beugung, Adduktion und Einwärtsrollung des Oberschenkels, Beugung des Knies und Dorsalflexion des Fusses bewirken eine allgemeine Erschlaffung der Hauptstämme. — Die Stellung, bei welcher das Venensystem im allgemeinen möglichst stark gespannt wird, entspricht der Haltung, welche man unwillkürlich annimmt, wenn man nach längerer Arbeit am Schreibtisch sich aufrichtet und ausdehnt (Fig. 83). Es ist also anzunehmen, dass derartige Streckungen und Dehnungen des Rumpfes und der Extremitäten beschleunigend auf die durch hockendes Sitzen (Fig. 84) gestörte Venencirkulation wirken, und zwar neben der Wirkung der Muskeln und der Fascien durch die allgemeine Spannung der grossen Venenstämme (Braune).



Figur 84. Die Stellung des Körpers bei möglichst erschlafftem Venensystem, nach Braune.

Es kann vorkommen, dass zum rechten Herzen eine von demselben nicht zu bewältigende Blutmenge strömt. Dies ist z. B. bei einer starken Gefässkontraktion in einem grossen Gefässgebiete möglich. Hier wird eine grosse Blutmenge aus den Arterien in die Venen und von diesen nach dem rechten Herzen getrieben, und gleichzeitig wird wegen des starken Widerstandes in den kontrahierten Arterien die Entleerung der linken Kammer erschwert, was seinerseits wieder auf die Entleerung der rechten Kammer einwirkt.

Wie oft und in welchem Grade dies geschehen mag, darüber können wir vorläufig nichts sagen. Wir wissen nur, dass nach Exstirpation der Leber, wenn die Pfortader vorher mit der Vena cava inferior verbunden worden ist,

das Herz im höchsten Grade dilatiert befunden wird und die grossen Venen strotzend mit Blut gefüllt sind (Stolnikow). Die Leber nimmt also wie ein Schwamm eine beträchtliche Blutmenge auf und schützt das rechte Herz vor einer zu reichen Blutzufuhr, ganz wie sie bei einer durch Transfusion bewirkten künstlichen Blutüberfüllung zur Entlastung des Herzens beiträgt (vgl. S. 185).

§ 8. Der kleine Kreislauf und die respiratorischen Variationen des Blutdruckes.

a. Die Lungencirkulation.

In Bezug auf den kleinen Kreislauf gelten natürlich im allgemeinen dieselben Gesetze, die wir beim Studium der Blutbewegung im grossen Kreislauf kennen gelernt haben. Eine besondere Beachtung verlangt nur die Blutströmung durch die Lungen, insofern als sie durch den wechselnden Zustand derselben bei den verschiedenen Phasen der Atmung beeinflusst wird. Wenn der Inhalt der Lungen, wie bei der natürlichen Atmung durch Ansaugung vergrössert wird, so nimmt die Weite ihrer Gefässe zu. In diesem Falle werden nämlich die Lungenkapillaren nach allen Richtungen ausgedehnt, und der vom Innenraum der Lungen aus auf sie wirkende Druck wird nicht grösser als vor der Erweiterung, sondern während dieser selbst sogar etwas kleiner, weil die Lungen schneller erweitert werden, als die Luft durch die Stimmritze hineinkommen kann.

Die Erweiterung der Lungengefässe stellt an und für sich ein Moment dar, welches danach strebt, den Druck in der Lungenarterie herabzusetzen. Dagegen ruft die Ansaugung bei der Inspiration einen vermehrten Blutzufluss zum Herzen hervor: die rechte Kammer füllt sich vollständiger und kann daher eine grössere Blutmenge heraustreiben. Bei der natürlichen Exspiration sind die Verhältnisse umgekehrt: die Lungengefässe werden verengt, die Blutzufuhr zum rechten Herzen ist erschwert. Der Druck in der Lungenarterie bei den verschiedenen Respirationsphasen ist also von dem gegenseitigen Verhältnis zwischen den in entgegengesetzter Richtung gehenden Veränderungen des Widerstandes in den Lungengefässen und der Blutzufuhr zum Herzen abhängig.

Betreffs des kleinen Kreislaufes ist noch die Thatsache zu erwähnen, dass man bei Hunden, welche künstliche Atmung durch rhythmisches Aufblasen an Lungen erhielten, etwa $^3/_4$ des Gefässgebietes der Lungenarterie ausschalten kann, ohne dass die Blutzufuhr zu der linken Kammer im mindesten abnimmt (Lichtheim). Dabei steigt der Druck in der Lungenarterie. Ob diese Drucksteigerung und die dadurch bewirkte grössere Erweiterung der noch offenen Lungengefässe genügen, um die betreffende Erscheinung zu erklären, lässt sich vorläufig nicht entscheiden. Man könnte möglicherweise an einen vasomotorischen Einfluss denken; es wäre aber auch möglich, dass die Lungen unter normalen Umständen nicht gleichförmig mit Blut gefüllt würden, sondern dass gewisse Gebiete verhältnismässig leer wären und sich bei den jetzt besprochenen Gelegenheiten dem durchströmenden Blut eröffneten. Übrigens zeigen Versuche an Kaninchen bei natürlicher Atmung, dass schon die Abklemmung einer Lungenarterie eine sehr bedeutende Abnahme der Blutzufuhr zur linken Kammer hervorrufen kann. Daraus scheint hervorzugehen, dass die soeben besprochenen Resultate nur sehr bedingt gültig sind.

Wir haben noch zu untersuchen, wie die von den beiden Herzkammern zu leistende Arbeit unter verschiedenen Verhältnissen verändert wird. Eine ausgiebige Gefässkontraktion scheint in dem grossen Kreislauf leichter hervorzutreten als in dem kleinen. Die Arbeit, die der linken Kammer obliegt, wird also viel mehr variieren können als die von der rechten Kammer auszuführende, vorausgesetzt dass das Schlagvolumen der Kammern hierbei in keinem grösseren Grade schwankt.

Infolgedessen ermüdet zuweilen die linke Kammer mehr oder weniger, während die rechte fortwährend vollkommen leistungsfähig ist.

Der kleine Kreislauf ist nicht allein wegen der Rückströmung des Blutes in die Hohlvenen, sondern auch wegen der Bedingungen der Blutströmung aus dem linken Herzen vom grossen Kreislauf abhängig. Wenn z. B. die linke Kammer, wegen eines starken Widerstandes im grossen Kreislauf, die gesamte nach ihr strömende Blutmenge nicht herauszutreiben vermag, sondern eine gewisse Menge Blut in ihr stauen bleibt, so muss endlich der Fall eintreten, dass diese Blutstauung auch dem Übergang des Blutes aus dem rechten Herzen hinderlich wird, was in der That experimentell nachgewiesen ist (Waller).

Im allgemeinen ist doch diese Rückwirkung des linken Herzens auf das rechte nur unbedeutend, was wieder mit der grossen Kapacität der Lungengefässe zusammenhängt. Hierdurch werden die Lungen in Bezug auf die Blutzufuhr zum linken Herzen denselben Nutzen bringen, wie die Leber in Bezug auf die Blutzufuhr zu dem rechten Herzen.

Ferner hat diese grosse Kapacität der Lungengefässe den Vorteil, dass bei grosser Atemnot, wo die Gefässe des grossen Kreislaufes stark kontrahiert sind, eine möglichst grosse Blutmenge mit der Alveolarluft in Gasaustausch kommt und also die Sauerstoffaufnahme möglichst gross wird. Hierdurch wird das Blut von Verbrennungsprodukten befreit und der Einfluss, welchen diese wegen ihrer Reizung der Gefässcentren ausüben, einigermassen vermindert.

b. Die respiratorischen Variationen des Blutdruckes.

Wie der kleine Kreislauf in mehreren Beziehungen von dem grossen beeinflusst wird, übt er seinerseits einen nicht geringen Einfluss auf diesen aus. Infolgedessen erscheinen in der Aorta Variationen des Blutdruckes, welche mit den Atembewegungen synchronisch sind und ohne Zweifel von diesen und den Variationen des Lungenkreislaufes abhängen. Der Mechanismus dieser Einwirkungen ist ziemlich kompliciert, und zwar kommen hierbei folgende Momente in Betracht.

Während der Inspiration bewirken die folgenden Momente eine Zunahme des Aortadruckes:

1) Die Ansaugung des Blutes nach dem rechten Herzen nimmt zu;

2) Die Diastole des Herzens wird erleichtert;

3) Die Strömung in den Lungengefässen ist wegen ihrer Erweiterung erleichtert;

4) Der Druck in der Bauchhöhle nimmt wegen des Herabrückens des Zwerchfelles zu, und dadurch wird Blut in vermehrter Menge zum rechten Herzen getrieben.

Folgende Momente streben den Aortadruck zu erniedrigen:

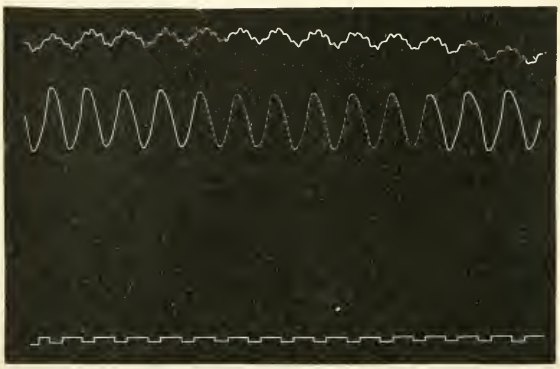
1) Die Herzsystole wird wegen der Zunahme der Ansaugung im Thorax erschwert;

2) Im Beginn der Inspiration, während sich die Lungengefässe noch erweitern (vgl. oben 3), muss ein Teil des von der rechten Kammer herausgetriebenen Blutes in den Lungengefässen zurückbleiben, und dadurch nimmt die zum linken Herzen strömende Blutmenge ab, bis sich die Lungengefässe gefüllt haben, wonach die Zufuhr vermehrt wird.

Bei der Exspiration wirken natürlich diese Mechanismen in umgekehrter Richtung. Welches ist nun das endliche Resultat?

Die Erfahrung zeigt, dass bei oberflächlicher und schneller Atmung der Aortadruck überhaupt keine respiratorische Schwankungen darbietet. Ist die Atmung etwas tiefer, aber zu gleicher Zeit noch ziemlich schnell, so steigt der Druck bei der Exspiration und sinkt bei der Inspiration (Fig. 85). Dieser Druckanstieg ist vor allem davon bedingt, dass bei der Exspiration die Lungengefässe enger werden und also Blut aus sich heraustreiben müssen. Das linke Herz bekommt also mehr Blut und kann eine grössere Blutmenge heraustreiben. Wenn nun die Inspiration einsetzt und die Lungengefässe sich erweitern, behalten sie das von der rechten Kammer herausgetriebene Blut zum Teil in sich, das linke Herz wird mit weniger Blut gespeist und der Blutdruck sinkt herab.

Bei noch langsamerer Atmung machen sich die übrigen Momente deutlicher geltend. Die erste Veränderung des Aortadruckes bei der Inspiration



Figur 85. Die respiratorischen Schwankungen des Blutdruckes (Kaninchen), von rechts nach links zu lesen. Die obere Linie Blutdruck, die mittlere Linie Respiration (Inspiration nach unten), die untere Linie Zeit in Sekunden.

ist natürlich auch hier die soeben erwähnte. Wenn sich die Lungengefässe aber gefüllt haben, so lassen sie, da sie nun weiter sind, eine grössere Blutmenge zu dem linken Herzen strömen, und durch diejenigen Momente, die die Rückströmung des Blutes zum rechten Herzen begünstigen, wird noch mehr die Blutzufuhr zum linken Herzen gesteigert. Wir erhalten also nach einer kurzen Druckabnahme eine Steigerung des Aortadruckes.

Wenn nun die Exspiration erfolgt, so steigt der Druck in der Aorta noch einen Augenblick, da wegen der verminderten Kapacität der Lungengefässe noch mehr Blut zum linken Herzen getrieben wird. Binnen kurzem folgt aber eine Druckabnahme: die verengerten Lungengefässe erlauben nicht eine so grosse Zufuhr wie vorher, und zu gleicher Zeit ist auch die Rückströmung des Blutes zum rechten Herzen erschwert.

Zu diesen Umständen gesellen sich noch nervöse Einwirkungen: Während der Exspiration nimmt die Pulsfrequenz zufolge einer Vaguserregung

ab (drucksenkendes Moment) und der Gefässtonus wegen Reizung der Gefässnerven zu (druckerhöhendes Moment). Diese Momente machen sich eigentlich nur bei einem nicht zu schnellen Rhythmus der Respiration geltend und vermögen auch dann nicht, den von den früher besprochenen mechanischen Momenten bewirkten Verlauf der respiratorischen Druckschwankungen in der Aorta seinem Charakter nach zu verändern.

§ 9. Die gefässverengenden Nerven.

Die Gefässmuskeln stehen unter dem Einfluss von zweierlei Arten Nervenfasern, nämlich solchen, durch deren Reizung sie sich verkürzen und also die Gefässe verengen (gefässverengende Nerven), und solche, bei deren Reizung die Muskeln erschlaffen und also eine Gefässerweiterung erlauben (gefässerweiternde Nerven). Erstere wurden von Claude Bernard und Brown Séquard (1851, 1852), letztere von Schiff (1855) und Claude Bernard (1858) entdeckt. Die Bedeutung der Gefässnerven für den Kreislauf wurde vor allem von Ludwig klar gestellt.

Wenn man den Halssympathicus durchschneidet, so beobachtet man unter anderem, dass die Gefässe des Ohres sich erweitern und kleine Arterien und Venen, welche früher nicht sichtbar waren, nun deutlich hervortreten. Wird der Rand des Ohres eingeschnitten, so strömt das Blut viel stärker aus der Wunde, als vor der Durchtrennung des Nerven. Die Temperatur des Ohres ist höher als die des Ohres an der entgegengesetzten Seite. Das Blut strömt viel rascher als sonst durch das Organ und hat keine Zeit, sich in dessen Kapillaren wie sonst zu verändern; die Farbe des venösen Blutes ist daher heller, und seine Eigenschaften sind denen des arteriellen Blutes ähnlicher.

Wenn nun das Kopfende des Halssympathicus gereizt wird, so verengern sich die Arterien, bei starker Reizung sogar so, dass ihre Lichtung verschwindet; das venöse Blut strömt langsam und hat eine dunkle Farbe; beim Schnitt in den Ohrrand fliesst nur wenig Blut heraus, und die Temperatur des Organs nimmt ab.

Da die Durchtrennung des Halssympathicus eine Gefässerweiterung im Ohr bedingt und seine Reizung dieselben Gefässe verengert, folgt, dass sich in diesem Nerven Fasern vorfinden müssen, welche die Gefässmuskeln im Ohr zur Kontraktion bringen, d. h. gefässverengende Nerven für das Ohr enthalten, und ferner dass diese Nerven durch einen vom centralen Nervensystem ausgehenden Impuls tonisch, d. h. kontinuierlich, erregt sein müssen.

Nach allen oder wenigstens den meisten Arteriengebieten des Körpers verlaufen nun Nerven, welche dieselben Eigenschaften wie die soeben besprochenen haben. Sie treten vom centralen Nervensystem in die vorderen Nervenwurzeln aus und verbreiten sich in sympathischen Bahnen durch den ganzen Körper. Ihren Verlauf betreffend hat man bis jetzt folgendes ermittelt.

Die gefässverengenden Nerven treten zum grössten Teil aus dem Brustteil des Rückenmarks aus.

Die nach dem Kopfe verlaufenden Nerven entstammen den I.—V. Brustnerven, gehen in den Halssympathicus über und verteilen sich dann nach den verschiedenen Teilen des Kopfes, wie man sich dadurch überzeugt hat, dass eine Reizung des Halssympathicus eine Gefässverengerung in sämtlichen Organen des Kopfes bedingt. Nur in Bezug auf das Gehirn sind die Ergebnisse unsicher; während einige Autoren angeben, dass sie im Halssympathicus gefässverengende Nerven für das Gehirn gefunden haben, sind andere Forscher zu dem Resultat gekommen, dass das Gehirn überhaupt keine Gefässnerven hat, sondern dass die Blutzufuhr nach dem Gehirn nur von den Veränderungen der Blutverteilung nach den übrigen Organen des Körpers beeinflusst wird.

Hinsichtlich des weiteren Verlaufes dieser Nerven besitzt man nur sehr unvollständige Angaben. Nach einigen gehen diese Nerven in die die Gefässe umspinnenden sympathischen Geflechte über, nach anderen vereinigen sie sich mit den Cerebralnerven. Letzteres ist wenigstens für die Zunge nachgewiesen, deren gefässverengende Nerven zum grossen Teil wenigstens im N. hypoglossus verlaufen.

Die gefässverengenden Nerven der vorderen Extremitäten treten in den III.—X. Brustnerven vom Rückenmark heraus, die der hinteren Extremitäten in den XI. Brust- bis zum III. Lendennerven heraus. Es wird auch angegeben, dass die gefässverengenden Nerven der Zehen in den VI. Lenden- und I. Sacralnerven enthalten sind.

Der Schwanz bekommt seine gefässverengende Nerven von den III.—IV. Lendennerven und die Rückseite des Rumpfes die ihren von den hinteren Zweigen der entsprechenden Rückenmarksnerven.

Von ihrem Ursprung gehen die betreffenden Nerven durch den Grenzstrang des Sympathicus und von da zum grossen Teil wenigstens nach den Hauptnervenstämmen der betreffenden Körperteile.

Die gefässverengenden Nerven der Baucheingeweide treten vom III. Brustnerven bis zum I. Lendennerven aus dem Rückenmark, verlaufen zum grossen Teil in den Splanchnici und verteilen sich dann nach den verschiedenen Organen der Bauchhöhle hin.

Die gefässverengenden Nerven der Generationsorgane treten in den letzten Lenden- und im ersten Sacralnerven aus dem Rückenmark und gehen durch den Plexus hypogastricus weiter nach ihrer Endverästelung.

Endlich besitzt auch die Lunge gefässverengende Nerven; es wird zwar angegeben, dass solche im Vagus verlaufen sollten; die Mehrzahl der Autoren giebt indessen an, dass sie nur in den III.—V. Brustwurzeln austreten und sich dann in sympathischen Bahnen nach der Lunge begeben.

Ausser diesen Bahnen scheinen gefässverengende Nerven auch in anderen Bahnen zu verlaufen. So findet man in dem zweiten und dritten Nerven des Cervicalplexus gefässverengende Nerven für die Spitze und die Seitenteile des Ohres, welche im N. auricularis cervicalis verlaufen. Ferner wird angegeben, dass der Vagus gefässverengende Nerven nach dem Herzen, dem Magen, den Därmen, den Nieren und der Milz führt, wie auch dass in ihm gefässverengende Fasern für die Lungen enthalten sind. Es ist ja nicht ganz unmöglich, dass diese Fasern doch dem Sympathicus entstammen könnten, etwas Sicheres weiss man aber nicht darüber, und es wäre auch denkbar, dass sie in der That den betreffenden Nerven von Hause aus angehören.

§ 10. Die gefässerweiternden Nerven.

Wenn man den N. lingualis reizt und die Submaxillardrüse beobachtet, kann man wahrnehmen, wie sich die Gefässe der Drüse erweitern; die Drüsenvene schwillt an, das dort strömende Blut erhält eine immer

hellere Farbe, und bald treten wirkliche Pulsationen dort auf. Hieraus folgt, dass dieser Nerv Fasern enthält, durch deren Reizung die Gefässe der Drüse erweitert werden. Man bezeichnet diese Nerven als gefässerweiternde Nerven.

Wo diese Nerven, ohne mit gefässverengenden Nerven gemischt zu sein, vorkommen, begegnet es keiner Schwierigkeit, sie nachzuweisen. Wo sie aber mit solchen Nerven für dasselbe Organ gemischt sind, ist es notwendig, besondere Versuchsanordnungen zu treffen, weil die gefässerweiternden Nerven oft, wenn auch nicht immer, während der Reizung von den gefässverengenden überwunden werden. Bei gleichzeitiger Reizung der beiden Arten von Gefässnerven tritt aber als Nachwirkung eine starke Gefässerweiterung hervor. Diese Nerven sind also keine reinen Antagonisten, sondern sie müssen die Gefässe in verschiedenen Punkten angreifen, ganz wie die beiden Arten von Herznerven verschiedene Angriffspunkte im Herzen haben (v. Frey).

Dagegen wird eine schwache Reizung der verengenden Nerven von einer stärkeren Reizung der erweiternden überwunden, wie daraus z. B. hervorgeht, dass bei unversehrtem Halssympathicus, wo also die Gefässe der Submaxillardrüse unter dem Einfluss der dort enthaltenen verengenden Fasern stehen, eine Reizung des Lingualis dennoch eine Gefässerweiterung bewirkt.

Wenn man einen Nervenstamm durchschneidet und das Tier am Leben lässt, so tritt eine Degeneration des peripheren Stumpfes binnen kurzem hervor. Reizt man nun den degenerierenden Nerven etwa vier Tage nach der Durchschneidung, so erhält man eine Gefässerweiterung (Goltz), während die Reizung des frisch durchschnittenen Nerven eine Gefässkontraktion bedingt. Die erweiternden Nerven behalten also ihre Erregbarkeit viel länger als die verengenden, nachdem sie vom Zusammenhange mit dem centralen Nervensystem getrennt worden sind.

Auch am frisch durchschnittenen Nerven kann man durch zweckmässige Variation der Reizung die Gegenwart von erweiternden Nerven demonstrieren. Es hat sich nämlich herausgestellt, dass die letzteren, wenn die Reizung schwach ist oder in langsamem Rhythmus erfolgt, erregbarer als die verengenden Nerven sind. Hierin haben wir ein neues Mittel, die erweiternden Nerven nachzuweisen (Ostroumoff, Bowditch).

Endlich hat man gefunden, dass auch dann, wenn die beiden Arten von Gefässnerven in demselben peripheren Nervenstamm verlaufen, sie in verschiedenen Wurzeln des Rückenmarkes austreten und dadurch voneinander getrennt werden können (Dastre und Morat).

Andere Eigentümlichkeiten der erweiternden Nerven sind folgende. Die Latenzdauer der Erregung scheint bei diesen etwas, wenn auch nicht viel länger als bei den verengenden Nerven zu sein. Das Maximum der Wirkung wird bei Reizung der verengenden Nerven schnell, bei den erweiternden Nerven dagegen langsam erreicht; auf der anderen Seite dauert bei diesen die Nachwirkung viel länger als bei jenen.

Der Verlauf der gefässerweiternden Nerven. Unter den gefässerweiternden Nerven haben wir bereits diejenigen, welche im Lingualis nach der Unterkieferdrüse verlaufen, kennen gelernt. Diese entstammen dem N. facialis und gehen von ihm durch die Chorda tympani auf den Lingualis über. In

derselben Bahn verlaufen auch die erweiternden Nerven für die vorderen $^2/_3$ oder $^3/_4$ der Zunge. Die erweiternden Fasern für den hinteren Teil der Zunge, für die vorderen Gaumenbögen und die Tonsillen verlaufen im Stamm des Glossopharyngeus.

Die gefässerweiternden Fasern der Schleimhaut der beiden Lippen, der Wangen, des harten Gaumens und der Nasenöffnungen sowie der entsprechenden Gebiete der Gesichtshaut kommen von den II.—V. Brustnerven, gehen durch den Halssympathicus und vereinigen sich zum grössten Teil wenigstens mit dem Trigeminus, welcher auch selbst bei seinem Austritt aus dem Gehirn derartige Fasern für das Gesicht sowie für das Auge führt (Dastre und Morat).

Das Ohr bekommt seine erweiternden Nerven vom VIII. Hals- und I. Brustnerven.

Die erweiternden Nerven der vorderen Extremität treten im V. bis VIII. Brustnerven aus dem Rückenmark heraus.

Die erweiternden Nerven der hinteren Extremität kommen zum Teil von den II.—IV. Lendennerven. Ausserdem aber zeigt sich das sehr merkwürdige Verhalten, dass derartige Nerven auch in die hinteren Wurzeln der IV. und V. Lendennerven ausgehen (Stricker). (Auch in den hinteren Wurzeln des Plexus brachialis wird die Gegenwart von gefässerweiternden Nerven angegeben.) Die betreffenden Nerven verlaufen dann im Bauchsympathicus und vereinigen sich später mit dem Ischiadicus. Einige Autoren geben auch an, dass vom Brustsympathicus gefässerweiternde Fasern nach der hinteren Extremität gehen.

Über die erweiternden Nerven der Organe der Baucheingeweide besitzen wir folgende Angaben. Der XI.—XIII. Brustnerv enthält beim Hunde nebst gefässverengenden Nerven auch gefässerweiternde in reichlicher Menge. Auch der Splanchnicus sowie die obersten Brustnerven enthalten gefässerweiternde Fasern für die Organe der Bauchhöhle.

Der Vagus soll erweiternde Nerven für die Kranzarterien des Herzens führen.

Nach einigen Autoren sollen die Lungen aus dem Halssympathicus sowie aus dem Vagus erweiternde Nerven bekommen.

Zum Penis gehen gefässerweiternde Nerven, welche bei der Erektion eine wesentliche Rolle spielen, von den vorderen Wurzeln des I.—III. Sacralnerven, vereinigen sich mit dem Plexus hypogastricus und verlaufen dann nach dem Penis (Eckhard).

§ 11. Die Gefässreflexe.

Wie die Herznerven, so werden auch die Gefässnerven von allen Teilen des Körpers durch centripetale Nerven reflektorisch erregt und dadurch sowohl die Blutzufuhr nach den verschiedenen Organen, als auch der arterielle Blutdruck in vielfacher Weise beeinflusst.

Verschiedene Erfahrungen deuten an, dass Gefässreflexe von den Gefässen selbst ausgelöst werden können und dass also die Gefässe ihrerseits bei der Regulation der Blutströmung beteiligt sind.

Übrigens werden sie von allen möglichen centripetalen Nerven reflektorisch beeinflusst.

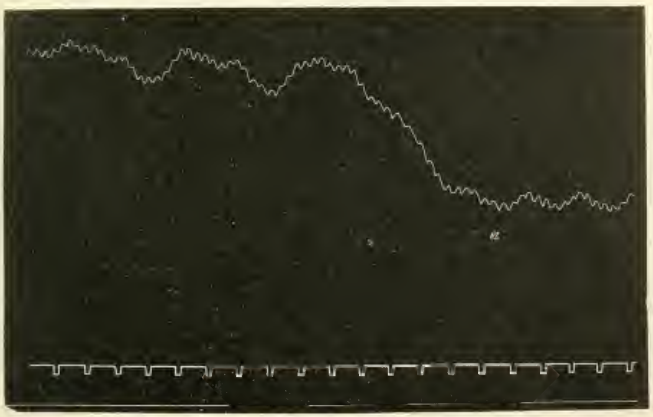
Diese Wirkung erstreckt sich in erster Linie auf das Gefässgebiet, welches dem zur Zeit erregten centripetalen Nerven entspricht. Zu derartigen Reflexen gehören möglicherweise die längst bekannte Kongestion, die bei Berührung oder Erwärmung der Haut auftritt, die Gefässkongestion, die sich beim Öffnen der Bauchhöhle im Darm zeigt u. s. w.

Im allgemeinen tritt bei den lokalisierten Reflexen eine Gefässerweiterung ein, unter Umständen ist jedoch eine Gefässverengerung das Resultat.

Der Reflex kann sich auch auf den entsprechenden Körperteil der anderen Seite erstrecken.

Nicht selten ereignet es sich, dass Körperteile, welche vom Verbreitungsgebiet des zur Zeit gereizten centripetalen Nerven weit entfernt liegen, bei sensibler Reizung eine reflektorische Verengerung oder Erweiterung ihrer Gefässe zeigen. So wird das grosse vom Splanchnicus innervierte Gefässgebiet von allen möglichen sensiblen Nerven her äusserst leicht verengt, es kann aber auch infolge einer sensiblen Erregung erweitert werden.

Die Gefässe der Skelettmuskeln scheinen sich bei einer sensiblen Reizung in der Regel zu erweitern. Dabei erscheint



Figur 86. Reflektorische Blutdrucksteigerung (Kaninchen), von rechts nach links zu lesen. Bei *a* wird die Haut gereizt.

die Erweiterung zunächst in den Muskeln, welche mit dem gereizten Nerven in einem näheren funktionellen Zusammenhang stehen; auch bei Reizung entfernt verlaufender centripetaler Nerven können sich aber die Muskelgefässe reflektorisch erweitern.

Wenn diese reflektorischen Wirkungen sich nicht auf ein zu kleines Gefässgebiet erstrecken, so machen sie sich auch bei dem allgemeinen Blutdruck geltend.

Weil bei fast jeder centripetalen Reizung einige Gefässe verengt und andere erweitert werden, ist es einleuchtend, dass die Druckschwankung sowohl in positiver als in negativer Richtung erfolgen kann.

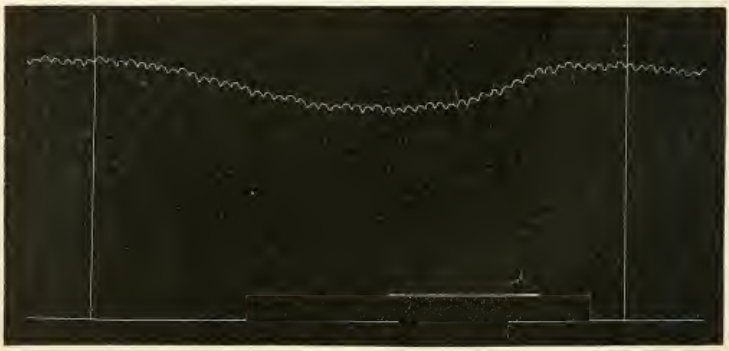
In der Regel ruft jede centripetale Reizung eine reflektorische Drucksteigerung hervor (Fig. 86). Unter gewissen Umständen erhält man aber statt dessen eine Druckabnahme. Dies findet

statt, wenn der gereizte centripetale Nerv der Kälte ausgesetzt wird, wenn er sich nach vorhergegangener Durchtrennung in einem gewissen Stadium der Regeneration befindet, wenn die Reizung schwach ist u. s. w.

Zur Zeit ist es noch nicht möglich, bestimmt darüber zu entscheiden, ob diese verschiedenen Reflexe durch zweierlei verschiedene Arten von reflektorisch wirkenden Nerven, oder von dem Verhalten der Gefässcentren einer verschieden starken Reizung gegenüber bedingt sind.

Es giebt aber in der That Nerven, welche, so weit sich unsere Erfahrung bis jetzt erstreckt, bei jeder Stärke der Reizung nur eine Druckabnahme bewirken. Ein solcher Nerv ist der schon oben erwähnte Depressor (S. 169); die centripetalen Muskelnerven (Fig. 87) üben ganz denselben Einfluss auf den Blutdruck aus.

Die reflektorische Druckabnahme bei Reizung des Depressors ist näher analysiert worden. Sie zeigt sich auch bei durchschnittenen Vagi, ist also von den etwaigen Ver-



Figur 87. Reflektorische Druckabnahme durch Reizung eines centripetalen Muskelnerven (Kaninchen). Von rechts nach links zu lesen. Die Dauer der Reizung ist durch die vertikalen Linien bezeichnet. = 10 Sekunden.

änderungen der Herzfrequenz unabhängig. Dabei erweitert sich in erster Linie das von den Splanchnici innervierte Gefässgebiet der Bauchhöhle, es nehmen aber auch die Gefässe anderer Körperteile an dieser Erweiterung teil.

Die reflektorische Drucksteigerung wird in erster Linie von einer Kontraktion des durch die Splanchnici innervierten Gefässgebietes erzeugt, wenn auch dabei andere Gefässgebiete mitbeteiligt sind. Die Verengerung trifft aber nicht alle Gefässgebiete, wenigstens nicht in demselben Grade. Im Gegenteil beobachtet man vielfach bei der Drucksteigerung eine Gefässerweiterung in verschiedenen Organen, und zwar besonders in den Muskeln.

Inwiefern diese Erweiterung aktiv oder passiv ist, ist in mehreren Fällen sehr schwer zu entscheiden. Es kann der Fall sein, dass bei einer durch ausgiebige Kontraktion des Splanchnicusgebietes hervorgebrachten Drucksteigerung verschiedene andere Gebiete sich nur wegen des hohen Druckes erweitern; es kann aber auch eintreffen, dass die Erweiterung eine aktive ist, indem entweder der Tonus der verengenden Nerven abnimmt oder die erweiternden Nerven erregt werden.

Bei den reflektorischen Drucksenkungen nimmt der Gefässtonus in grossen Gefässgebieten ab. Wie in dem soeben gedachten Falle kann hier die Tonusabnahme durch

Reizung der erweiternden oder herabgesetzte Thätigkeit der verengenden Nerven bedingt sein. Eine bestimmte Entscheidung in der einen oder anderen Richtung ist aber noch nicht möglich gewesen.

§ 12. Die Centren der Gefässnerven.

Über die Lage der Centren für die gefässerweiternden Nerven können wir nichts Bestimmtes sagen. Man hat sie weit in das centrale Nervensystem verfolgt, und es ist sehr wahrscheinlich, dass das Hauptcentrum dieser Nerven, wie die Centren der übrigen vegetativen Verrichtungen, im Kopfmark liegt.

Das Hauptcentrum der gefässverengenden Nerven liegt im Kopfmarke, und zwar bildet es beim Kaninchen auf beiden Seiten einen kleinen prismatischen Raum; beim Menschen erscheint es auf einem Durchschnitte in der Gegend des Facialisaustrittes als eine oder mehrere Anhäufungen von grauer Substanz an der medialen Seite des Facialisstammes.

Von diesem Centrum steigen die Gefässnerven hauptsächlich in direkten Bahnen nach abwärts, um in den oben erwähnten Nervenwurzeln aus dem Rückenmark herauszutreten. Das Centrum ist, wie wir gesehen haben, tonisch erregt: wenn es mittelst Durchschneidung des Halsmuskels ausgeschaltet wird, so sinkt der Gefässtonus in einem erheblichen Grade, und infolgedessen nimmt auch der Blutdruck beträchtlich ab.

Jedoch ist der Gefässtonus nicht völlig aufgehoben. Im Gegenteil zeigt es sich, dass auch das Rückenmark in seiner ganzen Ausdehnung, mit alleiniger Ausnahme des Halsmarkes und des untersten Teiles des Lendenmarkes, Centren für die gefässverengenden Nerven enthält, welche sowohl durch reflektorische Einwirkungen, als auch durch Erstickung erregt werden können. Diese Centren scheinen weniger erregbar als das Gefässcentrum im Kopfmark zu sein, ihre Thätigkeit hat einen mehr ausgezogenen Verlauf, sie reagieren nicht so schnell wie dieses, scheinen jedoch vermöge ihrer grösseren Ausdauer von keiner geringen Bedeutung für den Gefässtonus zu sein.

Die Erfahrung hat endlich gezeigt, dass der Tonus der Gefässmuskeln allmählich wieder hergestellt wird, auch nach Zerstörung eines sehr grossen Teiles des Rückenmarkes. Die Gefässe, deren verengende Nerven vom zerstörten Teil des Rückenmarkes austreten, werden zuerst ganz erlähmt und ad maximum erweitert; allmählich kehrt indessen ihr Tonus wieder, sie reagieren bei lokaler Applikation von Kälte oder Wärme, etwa wie dies im normalen Zustande der Fall ist, werden aber nicht von entfernteren Körperstellen beeinflusst (Goltz und Ewald). Es muss also entweder die Gefässwand selbst die Eigenschaft haben, sich tonisch zu kontrahieren, auch wenn sie vom centralen Nervensystem ganz isoliert ist, oder wird diese Kontraktion durch die im peripheren Verlauf der Gefässnerven eingestreuten Ganglienzellen, die also die Rolle von Gefässcentren dritter Ordnung spielen sollten,

bewirkt. Eine bestimmte Entscheidung zwischen diesen beiden Möglichkeiten ist noch nicht möglich, und die innere Wahrscheinlichkeit der einen oder anderen gestaltet sich natürlich ganz anders, je nachdem man geneigt ist, den peripheren Ganglien überhaupt eine grössere oder geringere Bedeutung zuzuschreiben.

Thatsache bleibt jedenfalls, dass die vom centralen Nervensystem völlig isolierten Gefässe ihren Tonus wiedererhalten können. Auch die Wirkungen der gefässerweiternden Nerven sprechen dafür, dass der Gefässtonus zum Teil wenigstens peripheren Ursprungs ist. Wir kennen ja keine Muskeln, durch deren Kontraktion die Gefässe erweitert werden könnten. Die Erweiterung bei Nervenreizung muss daher von einer Erlahmung der Ringmuskelfasern der Gefässe bedingt sein, d. h. die gefässerweiternden Nerven sind eine Art von hemmenden Nerven. Nun üben diese Nerven ihre charakteristische Wirkung auf die Gefässe auch in dem Falle aus, wenn sämtliche nach dem betreffenden Körperteil verlaufende gefässverengende Nerven durchschnitten worden sind. Es ist daher nach der Durchschneidung ein gewisser Tonus der betreffenden Gefässe zurückgeblieben. Dieser Tonus wird durch Reizung der erweiternden Nerven aufgehoben.

Wir können uns also zur Zeit hinsichtlich der Gefässinnervation folgende Vorstellung bilden. Die Gefässmuskeln stehen unter dem Einfluss vom centralen Nervensystem und von peripheren Ganglien. In jenem findet sich erstens das Gefässcentrum im Kopfmark, welches das Hauptcentrum der gefässverengenden Nerven bildet. Die im Rückenmark verbreiteten Gefässcentren stellen Centren zweiter Ordnung dar und die peripheren Ganglien bezw. die Gefässmuskulatur selbst solche dritter Ordnung. Letztere können, auch wenn sie von den anderen isoliert sind, eine starke Wirkung entfalten. In der Regel sind die Gefässmuskeln wegen der von diesen mit einander kettenartig verbundenen Centren ausgehenden Erregung in einem grösseren oder geringeren Grade kontrahiert. Diese Kontraktion wird aber durch die Erregung der gefässerweiternden Nerven mehr oder weniger geschwächt, indem diese Nerven auf die peripheren Gefässcentren eine hemmende Wirkung ausüben.

Auch die vor dem Kopfmark liegenden Teile des Gehirns und ganz besonders die motorische Zone der Grosshirnrinde üben eine deutliche Einwirkung auf die Gefässe aus. In Bezug auf diese Einwirkung glaube ich mit Franck, dass sie in gleicher Weise wie die auf die Herznerven vernrsachte aufzufassen ist, d. h. dass das Gefässcentrum des Kopfmarkes von diesen Hirnteilen aus reflektorisch in Thätigkeit versetzt wird, ganz in derselben Weise, wie es durch centripetale Nerven von den übrigen Teilen des Körpers aus erregt wird. Und ebenso wie wir gesehen haben, dass die bei der Muskelthätigkeit auftretende Beschleunigung der Herzschläge durch diese Einwirkung des Grosshirns auf das Kopfmark bedingt ist, so können wir aus darauf hindeutenden Erfahrungen entnehmen, dass die bei der Muskelarbeit stattfindenden Veränderungen in dem Gefässtonus wesentlich durch eine entsprechende Einwirkung erzielt werden.

Die Bedeutung der Gefässnerven für den Gefässtonus ist bereits in der vorangehenden Darstellung hervorgehoben worden. Hier sei indessen nochmals ausdrücklich bemerkt, dass der Gefässtonus für den Kreislauf von entscheidender Bedeutung ist. Bei erschlafften Gefässen

sammelt sich in denselben und besonders in den Venen, wegen ihrer grossen Kapacität, eine so grosse Blutmenge, dass die zum Herzen zurückströmende Blutmenge nicht genügt, dasselbe in dem erforderlichen Grade zu speisen; der Blutdruck sinkt sehr tief herab, und obgleich das Herz eine Zeit lang weiter arbeitet, so vermag es nichts zu leisten. Dies alles hängt damit zusammen, dass die Blutmenge des Körpers zu gering ist, um bei erschlafften Gefässen die Gefässhöhle in genügendem Grade zu füllen.

Unter den Gefässnerven spielen die Splanchnici wegen des grossen von ihnen besorgten Gefässgebietes in dieser Hinsicht die bei weitem wichtigste Rolle. Daher sinkt der Blutdruck nach beiderseitiger Durchschneidung dieser Nerven beträchtlich herab und zeigt bei der Splanchnicusreizung eine sehr grosse Steigerung. Hierbei muss berücksichtigt werden, dass die Splanchnici nicht allein die Arterien, sondern auch die Venen der Baucheingeweide versorgen. Bei der Splanchnicusreizung wird Blut von den Arterien in die Venen und von diesen in das rechte Herz getrieben, und hierdurch kann nach Verschluss der Aorta unmittelbar unter dem Ursprunge der A. subclavia sin. ein Blutvolumen umlagert werden, das sich bis auf 27 Proc. der gesamten vom Tier beherbergten Blutmenge beläuft, letztere zu 7 Proc. des Körpergewichtes angenommen (Mall).

§ 13. Allgemeines über die Blutverteilung im Körper.

Die Blutverteilung im Körper ist teils von rein mechanischen Bedingungen, teils und in erster Linie von den Gefässnerven abhängig.

a. Mechanische Einwirkungen.

Erstere spielen besonders bei der Strömung in den Venen eine hervorragende Rolle. Bei aufrechter Körperstellung z. B. werden die Venen der unteren Extremitäten wegen des hydrostatischen Druckes der Blutsäule erweitert und fassen eine grössere Blutmenge. Beim Übergang des Körpers von vertikaler zu horizontaler Lage nimmt daher der Blutreichtum der unteren Extremitäten ab. Die Blutmenge, welche auf diese Weise umgelagert wird, beträgt bei einem erwachsenen Menschen etwa 100 g (Mosso).

Der Einfluss der Atembewegungen an und für sich auf den Kreislauf ist schon früher erörtert. Bei positivem Druck in der Brusthöhle, z. B. bei einer starken körperlichen Anstrengung mit stark gefüllten Lungen und geschlossener Stimmritze, wird die Zurückströmung des Blutes nach dem Herzen verhindert, und die Blutfüllung der Extremitäten nimmt zu.

Die bei verschiedener Lagerung des Körpers auftretende Abnahme oder Zunahme der Blutfülle in einem gewissen Körperteil ruft selbstverständlich in anderen Körperteilen die entgegengesetzten Veränderungen hervor. Das Volumen des einen Armes wird grösser, wenn der andere Arm passiv erhoben wird; das Volumen der Hand nimmt bei Kompression der beiden AA. femorales zu u. s. w.

Hierbei tritt auch nicht selten eine reflektorische Thätigkeit der Gefässnerven auf, welche das Resultat mehr oder weniger beeinflusst.

b. Die Einwirkung der Gefässnerven.

Diese üben den wichtigsten Einfluss auf die Blutverteilung im Körper aus. Im allgemeinen kann man sagen, dass jeder Körperteil unter normalen Verhältnissen gerade die Blutmenge erhält, die er nötig hat, und dass ein Körperteil durch Erweiterung seiner Gefässe um so mehr Blut erhält, je kräftiger die in ihm augenblicklich stattfindende Thätigkeit ist. Gleichzeitig werden die Blutgefässe in anderen Körperteilen verengt, und solcher Art wird der für das Leben notwendige normale Blutdruck durch eine ununterbrochene Wechselwirkung zwischen den verschiedenen Gefässgebieten unterhalten.

Bei körperlicher Ruhe enthalten die Organe der Brust- und Bauchhöhle einen verhältnismässig grossen Teil, in der Regel mehr als die Hälfte der gesamten Blutmenge des Körpers. In Procent des Gewichts der Organe beträgt ihr Blutgehalt etwa 20, während der Blutgehalt der Haut, des Skeletts, der Muskeln und der Nervensubstanz nur etwa 2—3 Proc. ihres Gewichtes beträgt (Ranke u. a.).

Das in den inneren Organen aufgespeicherte Blut wird dann denjenigen Organen zur Verfügung gestellt, welche wegen ihrer Thätigkeit eine grössere Blutzufuhr nötig haben.

So werden bei der Muskelarbeit die Muskel- und Hautgefässe erweitert, während gleichzeitig die vom N. splanchnicus innervierten Gefässe verengt werden, und dies, wie es scheint, im allgemeinen in einem höheren Grade, als dies der Gefässerweiterung in der Haut und in den Muskeln entspricht. Infolgedessen steigt der Blutdruck in der Regel, wenn auch nicht immer, an.

Unter Anwendung der zur Bestimmung der Blutgeschwindigkeit konstruierten Apparate hat man die in der Zeiteinheit durch einige Organe strömende Blutmenge direkt gemessen. Die durch den M. levator labii sup. prop. des Pferdes strömende Blutmenge beträgt bei Ruhe in der Minute durchschnittlich 17,5 Proc. seines Gewichtes; bei der Muskelthätigkeit erreicht sie den Wert von 85 Proc. (Chauveau und Kaufmann).

Angesichts ihrer Aufgabe, die N-haltigen Produkte des Stoffwechsels aus dem Körper zu entfernen, erhält die Niere eine verhältnismässig grosse Blutmenge, und zwar besonders, wenn durch Transfusion harntreibender Mittel (vgl. Kap. XIII) grosse Anforderungen an die Niere gestellt werden. Dann fliesst nämlich durch die Niere (Hund) pro Minute eine Blutmenge, welche bis zu 140 Proc. (durchschnittlich 96 Proc.) ihres eigenen Gewichtes beträgt. Am Hunde kann die pro Minute aus dem linken Herzen herausgetriebene Blutmenge auf Grund vorliegender Beobachtungen auf etwa 10 Proc. des Körpergewichtes geschätzt werden. Bei kräftiger Diurese wäre also die Blutzufuhr zu der Niere verhältnismässig 10mal grösser als die zu den übrigen Organen.

Übrigens bietet die Blutfüllung der verschiedenen Körperteile unaufhörliche, von den Gefässnerven bedingte Schwankungen dar, welche teils mit der in den Organen stattfindenden Thätigkeit, teils mit der Wärmeregulation des Körpers zusammenhängen, denn der Wärmeverlust des Körpers wird wesentlich von den Gefässnerven geregelt (vgl. Kap. XIV).

Die Blutströmung zum Gehirn erfordert eine besondere Erörterung.

Bei dem noch nicht vollständig verknöcherten Schädel des Kindes macht die grosse Fontanelle Bewegungen, welche mit den Herzschlägen und den Atembewegungen unzweifelhaft zusammenhängen und die da zeigen, dass die Blutzufuhr zum Gehirn verschiedene Schwankungen darbieten kann.

Inwiefern dasselbe auch bei dem unversehrten, vollständig verknöcherten Schädel der Fall ist, darüber hat man vielfach gestritten. Die Schädelhöhle sei starr und allseitig geschlossen, und die Substanz des Gehirns lasse sich fast gar nicht zusammendrücken. Darum müsse zu jeder Zeit im Kopf immer eine gleiche Blutmenge enthalten sein, bloss diejenigen Fälle ausgenommen, wo Wasser oder eine andere Materie ausgetreten oder von den Blutgefässen abgesondert worden sei, denn in diesen Fällen werde ein Quantum Blut, das der ergossenen Materie gleich sei, aus der Schädelhöhle herausgepresst, sonst mache das aus den Venen abströmende Blut dem durch die Arterien zuströmenden Platz.

Es hat sich aber gezeigt, dass diese Schlussfolgerung nicht richtig ist und dass die Blutmenge des Gehirns in der That zu- oder abnehmen kann. Die Schädelhöhle ist nämlich nicht allerseits von festen, knöchernen Wänden umgeben. Vielmehr kommuniciert sie mit dem Rückgratskanal, zwischen dessen Innenfläche und der Aussenfläche des Duralsackes zahlreiche Venengeflechte liegen, die mit dem gesamten venösen Gefässsystem kommunicieren. — Die Foramina intervertebralia sind von einem lockeren Gewebe ausgefüllt, welches nach aussen gedrängt werden kann. — Der Subduralraum kommuniciert mit den tiefen Lymphgefässen und Lymphdrüsen des Halses, sowie mit den Lymphbahnen der peripheren Nerven. Die Subarachnoidalräume stehen ebenfalls mit Saftbahnen der peripheren Nerven im Zusammenhang u. s. w. Die Schädelrückgratshöhle muss also in der That als eine starrwandige Höhle mit einem elastischen Verschluss aufgefasst werden.

Nun hat es sich, sowohl durch Experimente an Tieren, wie durch physikalische Versuche (Grashey) und mathematische Berechnungen ergeben (Lewy), dass die Regelung der Blutzufuhr zum Gehirn ganz in derselben Weise wie bei den übrigen Organen erfolgt, d. h. Erweiterung der Arterien bewirkt Vermehrung, Verengerung dagegen Verminderung der Blutströmung. Jede venöse Stauung bewirkt arterielle Anämie, ebenso jede akute Kompression z. B. durch einen in die Schädelhöhle eingedrungenen Fremdkörper, wie auch eine gewisse Grenzen überschreitende, z. B. durch einen Entzündungsreiz hervorgerufene Erweiterung der Arterien u. s. w. So lange es sich aber nur um die Änderungen im Arterienvolumen handelt, welche den physiologischen Schwankungen des Blutbedarfs entsprechen, ist der Umstand, dass das Gehirn von einer festen, unnachgiebigen Kapsel umschlossen ist, von unwesentlicher Bedeutung.

Ob die Gehirngefässe Gefässnerven besitzen oder nicht, ist noch nicht völlig entschieden. Die Blutzufuhr zum Gehirn wird im letzten Falle den Veränderungen der Blutzufuhr zu den übrigen Körperteilen passiv folgen, und zwar so, dass bei einer ausgiebigen Gefässkontraktion die Blutzufuhr zum Gehirn vermehrt, bei einer starken Gefässerweiterung vermindert wird.

Litteratur. R. Tigerstedt, Lehrbuch der Physiologie des Kreislaufes. Leipzig 1893.

SIEBENTES KAPITEL.

Die Verdauung.

Die Aufgabe der Verdauung ist, die in der Kost enthaltenen Nahrungsstoffe in der Weise zu verändern, dass sie geeignet werden, ins Blut überzugehen.

Zu diesem Zwecke wird die Kost in unseren Verdauungswerkzeugen einer mechanischen Zerteilung und einer chemischen Veränderung unterworfen.

Von den brennbaren Bestandteilen unserer Kost ist nur der Zucker im Wasser löslich. Die Stärke ist im Wasser unlöslich, das geronnene Eiweiss ebenfalls. Durch die Verdauung werden diese Nahrungsstoffe in der Weise verändert, dass sie in eine Lösung übergeführt werden können. Ebenso erleidet das Fett, welches ja auch im Wasser unlöslich ist, gewisse Veränderungen, durch welche es aus der Höhle des Verdauungsapparates ins Blut aufgenommen werden kann.

Die nicht-brennbaren Bestandteile unserer Kost, das Wasser und die Aschenbestandteile, bedürfen keiner Veränderung, um ins Blut überzugehen und erleiden also keine Verdauung in unseren Verdauungsorganen.

Erster Abschnitt.

Die Verdauungssäfte.

§ 1. Allgemeine Übersicht.

Von den Verdauungsdrüsen werden Säfte abgesondert, welche teils die chemische Beschaffenheit der Nahrungsstoffe in der Weise verändern, dass sie zur Resorption geeignet werden, teils in anderer Hinsicht für die Prozesse im Verdauungskanal von Bedeutung sind. Endlich werden mit den Verdauungsflüssigkeiten Produkte abgegeben, welche aus dem Körper elimi-

niert werden sollen. In diesem Zusammenhange werden wir hauptsächlich die bei der Verdauung bedeutungsvollen Bestandteile berücksichtigen.

Die wichtigsten Bestandteile der Verdauungssäfte sind Enzyme dreierlei Art, nämlich eiweisslösende (proteolytische), zuckerbildende (diastatische) und fettspaltende Enzyme. Sämtliche von den Enzymen hervorgerufene Prozesse stimmen darin überein, dass dabei die organischen Nahrungsstoffe unter Aufnahme von den Bestandteilen des Wassers in einfachere Verbindungen gespalten werden (hydrolytische Spaltung).

Die betreffenden Enzyme werden in verschiedenen Drüsen des Verdauungsrohres gebildet, und zwar entstehen proteolytische Enzyme in den Drüsen der Magenschleimhaut und in dem Pankreas, diastatische Enzyme in den Speicheldrüsen, im Pankreas und in den Lieberkühn'schen Drüsen des Dünndarmes, das fettspaltende Enzym im Pankreas.

Auch wenn zwei Enzyme denselben Nahrungsstoff verändern, ist damit nicht gesagt, dass alle beide identisch sind, im Gegenteil können wir ganz bestimmt sagen, dass wenigstens einige unter denselben, trotz der wesentlich gleichen Wirkung, doch verschieden sind. Dies geht ohne weiteres daraus hervor, dass z. B. das proteolytische Enzym des Magens, das Pepsin, nur in saurer Lösung seine eiweisslösende Eigenschaft zu entwickeln vermag, während das entsprechende Enzym des Pankreas, das Trypsin, in neutraler und alkalischer, sowie auch in saurer Lösung seine Thätigkeit entfaltet.

Die betreffenden Enzyme werden, so viel man jetzt weiss, in den Drüsen selbst gebildet. Im nüchternen Zustande werden sie in den Drüsen aufgespeichert, um bei stattfindender Verdauung von der Drüse abgesondert zu werden.

Indessen dürfen wir uns nicht vorstellen, dass sich die fertigen Enzyme in der ruhenden Drüse vorfinden. Dort sind nämlich nur Vorstadien der Enzyme, sogen. Zymogene abgelagert; wenn die Sekretion beginnt, werden die Zymogene in Enzyme verwandelt (siehe unten).

Um die Einwirkung der Verdauungsflüssigkeiten auf die Nahrungsstoffe zu untersuchen, benutzt man vielfach die sogen. künstliche Verdauung, d. h. man mischt die betreffenden Nahrungsstoffe entweder mit dem aus der Drüse enthaltenen Saft oder mit einem Extrakt der Drüse und hält die Mischung eine Zeit lang bei Körpertemperatur. Durch dieses Verfahren hat man allerdings eine grosse Menge wichtiger Thatsachen kennen gelernt, die Ergebnisse der künstlichen Verdauung können aber nicht ohne weiteres auf die natürliche Verdauung im Körper übertragen werden. Denn es giebt in der That mehrere wichtige Unterschiede zwischen der natürlichen und der künstlichen Verdauung, auch wenn wir von der im Verdauungskanal stattfindenden mechanischen Bearbeitung der Nahrung, welche nicht allein in der Mundhöhle, sondern auch im Magen und Darm eine grosse Rolle bei dem Verdauungsgeschäft spielt, ganz und gar absehen. Bei der natürlichen Verdauung wird der Verdauungssaft immer weiter und möglicherweise auch in veränderter Qualität abgesondert, je nach dem stattfindenden Bedürfnis, während die Verdauungsflüssigkeit bei der künstlichen Verdauung eine ein für allemal bestimmte Menge beträgt und eine und dieselbe Beschaffenheit hat. Bei der natürlichen Verdauung werden ferner die Verdauungsprodukte, sobald sie entstehen, durch Resorption weggeführt, bei der künstlichen bleiben sie im Verdauungsgemisch zurück. Dies ist von keiner geringen Bedeutung, denn der Verlauf der Verdauung wird von der Gegenwart der Verdauungsprodukte in einem sehr erheblichen Grade beeinflusst (vgl. S. 38 und 222).

§ 2. Der Speichel.

Der Speichel wird von den in der Schleimhaut der Mundhöhle befindlichen kleinen Speicheldrüsen sowie von den drei Paaren grosser Speicheldrüsen, die sich in der Umgebung der Mundhöhle befinden und ihr Sekret durch ihre Ausführungsgänge in die Mundhöhle ausgiessen, abgesondert.

Die Absonderung hat, je nachdem sie verschiedenen Drüsen entstammt, eine verschiedene Zusammensetzung, und die Speicheldrüsen werden auf Grund der charakteristischen Eigenschaften ihres Sekretes in zwei grosse Gruppen geteilt. Die Drüsen der einen Gruppe liefern ein dünnflüssiges Sekret, welches nur Eiweissstoffe, Salze und in gewissen Fällen diastatisches Enzym enthält. Man nennt diese Drüsen Eiweissdrüsen. Hierher gehören die Ohrspeicheldrüse aller Säugetiere, die Unterkieferdrüse des Kaninchens, ein Teil der Drüsen der Nasen- und Zungenschleimhaut sowie auch die Thränendrüse. Die Drüsen der zweiten Gruppe — die Schleimdrüsen — sondern eine mehr oder weniger fadenziehende Flüssigkeit ab, welche neben Salzen und geringen Eiweissmengen als charakteristischen Hauptbestandteil Mucin enthält. Diese Gruppe umfasst die Unterkieferdrüse (mit wenigen Ausnahmen), die Unterzungendrüse, sowie einen Teil der Drüsen der Mundhöhle, die Drüsen des Schlundes, der Kehlkopfs-, Luftröhren- und Speiseröhrenschleimhaut. Zwischen beiden Gruppen kommen nicht selten Mischformen vor, in denen ein Teil der Drüse dem einen, ein anderer Teil dem anderen Typus folgt, wie z. B. die Unterkieferdrüse des Menschen.

Der Parotisspeichel des Menschen bildet eine bald mehr trübe bald klare, dünne, nicht fadenziehende Flüssigkeit, die ausser einigen Epithelzellen keine festen Gebilde enthält. Die Reaktion des Parotisspeichels wird als alkalisch, neutral oder schwach sauer angegeben; das spezifische Gewicht ist 1.003—1.008. Der Parotisspeichel enthält als charakteristische Bestandteile Eiweiss, diastatisches Enzym und Rhodankalium.

Der Submaxillarisspeichel des Menschen ist unmittelbar nach seiner Absonderung wasserhell und dünnflüssig, wird aber später viel zäher, was beim Parotisspeichel nicht vorkommt. Die Reaktion ist immer alkalisch; spezifisches Gewicht 1.003. Der Submaxillarisspeichel enthält Mucin, Eiweiss, diastatisches Enzym und Rhodankalium, letzteres nicht konstant und jedenfalls in geringerer Menge als der Parotisspeichel.

Der Sublingualisspeichel ist eine stark alkalische und sehr zähe Flüssigkeit; er enthält viel Mucin und ausserdem Rhodankalium. Der Wassergehalt ist etwa gleich gross und der Gehalt an organischen Bestandteilen geringer als der des Submaxillarisspeichels. Dass trotzdem der Sublingualisspeichel so zähe ist, ist davon bedingt, dass seine Reaktion nur sehr schwach alkalisch, fast neutral ist; Mucinlösungen werden nämlich um so zäher, je vollständiger das Alkali neutralisiert wird.

Der gemischte Speichel des Menschen, welcher aus dem Speichel der drei Paare grosser Speicheldrüsen und der kleinen Drüsen in der Schleimhaut der Mundhöhle gemischt ist, ist eine farblose oder hellbläuliche, trübe, geruchlose, schlüpfrigzähe und fadenziehende Flüssigkeit, die sich nach einigem Stehen in eine obere durchsichtige und eine untere trüb gelbweisse Schicht scheidet, welche letztere aus Schleimflocken, Speichelkörperchen, Mundhöhlenepithel u. s. w. besteht. Die Reaktion ist regel-

mässig schwach alkalisch, jedoch kann sie auch neutral oder schwach sauer sein. Es wird angegeben, dass die Reaktion früh morgens schwach sauer, neutral oder amphoter ist, dass sie nach jeder Mahlzeit alkalisch wird und nachher allmählich wieder neutral oder schwach sauer wird. Spezifisches Gewicht 1.002 — 1.009.

Die Hauptbestandteile des gemischten Speichels sind Eiweiss, Mucin, diastatisches Enzym, Rhodankalium. Ausserdem finden wir dort anorganische Salze, Gase und Spuren von Ammoniak, salpetriger Säure, Harnstoff u. s. w. Auch werden gewisse Arzneien im Speichel abgesondert.

Nach den vorhandenen Analysen enthält der Speichel des Menschen 98.8 — 99.5 Proc. Wasser und 0.5 — 1.2 Proc. feste Stoffe, darunter 0.1 — 0.4 Proc. organische Substanz; der Salzgehalt beträgt 0.1 — 0.2 Proc. und der Gehalt an Rhodankalium 0.004 — 0.01 Proc.

Die Menge des gemischten Speichels wird beim Menschen auf etwa 1500 ccm pro 24 Stunden geschätzt.

Von den Hauptbestandteilen des Speichels erfordern das Rhodankalium und das diastatische Enzym eine nähere Besprechung.

1. Der Rhodanwasserstoff (CNSH), dessen Gegenwart im Speichel Treviranus (1814), Tiedemann und Gmelin (1826) nachwiesen, kommt hauptsächlich als Kaliumsalz im Speichel vor. Seine Menge beträgt im gemischten Speichel etwa 0.01 Proc. Wie das Rhodan im Körper entsteht, darüber wissen wir noch nichts Bestimmtes. Nur so viel lässt sich sagen, dass es als N- und S-haltig wahrscheinlich vom Eiweiss abstammen muss. Da das (oxy-)cyansaure Ammon sich leicht zu Harnstoff umlagert, da ferner die Analogie der gewöhnlichen (Oxy-) Cyansäure und der Thiocyansäure sich klar in ihrer leichten Bildung aus einfachen Cyaniden spiegelt, die bei O-Aufnahme Cyanate, bei S-Aufnahme Thiocyanate geben, so betrachtete Maly die Rhodanverbindung des Körpers als eine Substanz, deren Bildung jener des Harnstoffs nahe stehend, seine Aufklärung wahrscheinlich in der noch zu lösenden Frage über die Bildung des Harnstoffs selbst finden sollte. Diese Auffassung ist indessen nicht mehr haltbar. Auch die Thatsache, dass Nitrile und Cyanwasserstoff im Körper zu Rhodan verwandelt werden, lässt sich vorläufig nicht für eine Theorie der Rhodanbildung benutzen.

2. Das diastatische Enzym (Ptyalin). Im Jahre 1831 fand Leuchs, dass der Speichel Stärkemehl allmählich löst und dasselbe in lösliche Kohlehydrate, Dextrin und Zucker, verwandelt. Diese Wirkung wird einem Enzym, dem Ptyalin, zugeschrieben.

Das Stärkemehl ist nicht löslich, schwillt aber in warmem Wasser zu Kleister auf. Bei Erhitzung von Stärke mit Glycerin auf 190° oder beim Sauerwerden des Kleisters wird die Stärke in lösliche Stärke verwandelt. Auch bei der Einwirkung des Ptyalins auf die Stärke tritt sie als erstes Produkt der Verdauung auf.

Im weiteren Verlauf der Ptyalineinwirkung wird die lösliche Stärke unter Wasseraufnahme in Dextrin, Isomaltose und Maltose gespalten. Aus der Maltose wird durch ein im Speichel vorkommendes invertierendes Enzym, die Glukase, eine geringe Menge Dextrose gebildet (Röhmann). Der nähere Verlauf dieser Umwandlung der Stärke ist in ihren grossen Zügen etwa folgender. Zuerst wird die lösliche Stärke in das mit Jod sich rotfärbende Erythrodextrin und Maltose gespalten. Unter dem fortgesetzten Einfluss

des Ptyalins entsteht aus dem Erythrodextrin ein mit Jod nicht färbbares Achroodextrin und Maltose, das Achroodextrin geht seinerseits wieder in ein anderes Achroodextrin und Zucker über u. s. w. Betreffs der Einzelheiten dieser Umsetzungen herrschen noch Meinungsverschiedenheiten.

Bei der künstlichen Verdauung von Stärke mit Speichel kann erstere niemals vollständig in Zucker verwandelt werden. Wenn man aber den Versuch derartig anordnet, dass der gebildete Zucker durch Dialyse aus der Mischung entfernt wird, kann man die Zuckerbildung beträchtlich weiter als sonst treiben (Lea). Der Zucker beeinträchtigt also die Einwirkung des Enzyms auf die Stärke. Da nun im Körper die bei der Verdauung entstehenden Produkte, je nachdem sie entstehen, durch Resorption aus der Höhle des Verdauungsrohres entfernt werden, ist es wenigstens sehr wahrscheinlich, dass bei der natürlichen Verdauung die gesamte Menge von Stärke in Zucker verwandelt wird, natürlich unter der Voraussetzung, dass das Ptyalin die Gelegenheit hat, genügend lange die Stärke zu beeinflussen.

Auf das Glykogen wirkt das Ptyalin in ganz derselben Weise als auf gewöhnliche Stärke ein.

Der menschliche Speichel wirkt sehr rasch: schon nach mehreren Sekunden oder wenigen Minuten ist in gequollener, gekochter Stärke unter Verflüssigung die Bildung einer Kupferoxyd reducierenden Substanz nachzuweisen. Wenn gleiche Volumina von Speichel und Stärkekleister gemischt werden, so ist bei Körpertemperatur die Stärke schon nach $2^1/_2$ Stunden vollständig verschwunden. Übrigens spielt hierbei auch die Beschaffenheit der Stärke eine wichtige Rolle; so wird z. B. rohe Stärke nur sehr langsam, gekochte viel schneller angegriffen; pulverisierte rohe Stärke wird schneller als nicht pulverisierte gelöst.

Das Ptyalin übt bei der Körpertemperatur die kräftigste Wirkung aus; wird es in Lösung auf etwas über 60° C. erwärmt, so verliert es seine Leistungsfähigkeit. Auf der anderen Seite verdaut es die Stärke noch bei 0° C., obgleich nur sehr schwach.

Das Ptyalin scheint bei neutraler Reaktion seine kräftigste Wirkung auszuüben; seine Leistungsfähigkeit nimmt also zu, wenn der alkalische Speichel durch Zusatz von Säure neutralisiert wird. Da der Speichel Eiweisskörper enthält, welche als Basen wirken und sich also mit Säuren verbinden, so trifft es ein, dass Zusatz von Säure in Überschuss die zuckerbildende Wirkung des Speichels erhöht, wenn nicht die Menge der so gebildeten Säure-Eiweissverbindungen einen gewissen Betrag überschreitet, in welchem Falle die diastatische Wirkung leicht vermindert wird.

Bei Zusatz von grösseren Mengen freier Salzsäure wird die diastatische Wirkung des Ptyalins, in verdünntem Speichel schon von 0.003 Proc. an, vollständig aufgehoben, und bei Gegenwart von 0.0015 Proc. freier HCl wird dieselbe beträchtlich herabgesetzt. Salzsäure von etwa 0.075 Proc. zerstört augenblicklich das Ptyalin in unverdünntem Speichel.

Zusatz von geringen Mengen Pepton zum neutralisierten Speichel erhöht seine Leistungsfähigkeit und bei Gegenwart von Pepton kann man, ohne die verdauende Kraft des Speichels herabzusetzen, ziemlich viel Salzsäure hinzuthun. Letzteres ist wohl zum Teil davon abhängig, dass das Pepton sich mit der Säure verbindet. Wenn man aber den Peptonspeichel mit zunehmenden Mengen von Salzsäure versetzt, so wird die diastatische Wirkung ganz aufgehoben, bevor noch der Sättigungspunkt

erreicht ist. Auch diese Erfahrungen sprechen dafür, dass das Pepton an und für sich einen günstigen Einfluss auf die Ptyalin-Wirkung ausübt.

Die Bedeutung dieser Thatsachen für die Auffassung der Rolle, welche dem Speichel im Körper zukommt, werden wir im III. Abschnitt näher erörtern.

§ 3. Der Magensaft.

Der Magensaft wird in der unten (Abschnitt II, § 3) zu beschreibenden Weise aus Magenfisteln erhalten. Der aus einer Magenfistel an einer sonst gesunden Frau von C. Schmidt nach Einbringen von Erbsen mit etwas Wasser erhaltene menschliche Magensaft war eine klare, wasserhelle Flüssigkeit, beträchtlich weniger sauer als der Magensaft des Hundes. Beim Erhitzen trübte er sich höchst unbedeutend und hinterliess verdampft einen gelbbräunlichen, stark sauren, zerfliessenden Rückstand, der geglüht eine farblose, neutrale oder schwach alkalische, aber nicht mit Säuren aufbrausende Asche gab. Das spezifische Gewicht ist 1.0022—1.0024.

Ein solcher Weise gewonnener Magensaft ist selbstverständlich nicht vollkommen rein. Beim Hunde kann man aber bei Anwendung geeigneter Versuchsmethoden (s. unten) einen Magensaft bekommen, der von fremden Zumischungen absolut frei ist (Pawlow, Frémont). Ein solcher Magensaft ist ganz wasserhell, sauer, ohne fremden Geschmack; spezifisches Gewicht 1.003—1.0059. Er dreht in einer 20 cm langen Schicht die Polarisationsebene um 0.70—0.73° nach links. Der Trockenrückstand beträgt 0.29 bis 0.60 Proc., die Asche 0.10—0.17 Proc. Er enthält weder Pepton, noch Leucin oder Tyrosin, konstant aber Eiweiss und zuweilen Spuren von Fettsäuren. Bei niedriger Temperatur trübt er sich schnell und teilt sich dann bei Stillstehen in drei Lager: das oberste ist klar, das mittlere trübe und das unterste besteht aus einer Fällung von kleinen homogenen, stark lichtbrechenden Körnchen.

Die von Schtschmow-Simanowsky ausgeführte Analyse eines solchen reinen Magensaftes (vom Hund) ist in der folgenden Tabelle aufgenommen:

Säure	0.46—0.58 Proc.
Chlor	0.49—0.62 „
Trockenrückstand	0.43—0.60 „
Asche	0.09—0.16 „
Koagul. durch Alkohol	0.14—0.19 „
„ „ Kochen	0.13—0.18 „
Fällung bei 0° C.	0.011—0.003 „
Phosphorsäure	0.004 „

Der Magensaft invertiert Rohrzucker, verdaut Eiweiss, Leim und leimbildende Substanzen, bringt die Milch zum Gerinnen.

Das Invertieren des Rohrzuckers wird durch die Säure des Magensaftes bewirkt, die Verdauung von Eiweiss u. s. w. wird durch das Pepsin und

die Gerinnung der Milch von dem Labenzym besorgt. Wir haben daher die Säure und die Enzyme des Magensaftes näher zu untersuchen.

a. Die Säure des Magensaftes.

Schon im Jahre 1824 wurde von PROUT der Nachweis erbracht, dass die saure Reaktion des Magensaftes von freier Salzsäure herrührte. Man wollte jedoch im allgemeinen nicht gern glauben, dass eine so starke Mineralsäure von der Magenschleimhaut abgesondert werden könnte, und erst als C. SCHMIDT 1852 seine hierher gehörigen Untersuchungen veröffentlichte und durch bindende Analysen feststellte, dass wenigstens im Magensafte des Hundes und des Schafes sich Chlor in grösserer Menge vorfand, als zur Bindung sämtlicher anorganischen Basen inkl. Ammoniak nötig ist, wurde als eine bestehende Thatsache angenommen, dass freie Salzsäure als ein integrierender Bestandteil im Magensaft enthalten ist. Indessen hat man sogar in den letzten Jahren noch vielfach die Ansicht ausgesprochen, dass auch andere Säuren, vor allem die Milchsäure, von der Magenschleimhaut abgesondert werden sollten. Es scheint jedoch, dass die Milchsäure, wenn sie im Mageninhalte erscheint, nicht der Magenschleimhaut entstammt, sondern durch bakterielle Zersetzung der verzehrten Kohlehydrate entstanden ist.

Der Salzsäuregehalt des Magensaftes ist bei verschiedenen Tieren ungleich gross. Beim Hunde beträgt er, wie schon bemerkt, 0.46—0.58 Proc., beim Menschen wird er nach Beobachtungen an Magenfistelkranken zu etwa 0.17 (0.05—0.3) Proc. angegeben.

Wenn Eiweissstoffe in den Magen eingeführt werden, so verbindet sich die Salzsäure mit denselben und mit den daraus entstandenen Verdauungsprodukten (SJÖQUIST). Auf Grund dessen und weil sich die Salzsäure mit den in der Nahrung vorkommenden Phosphaten unter Freiwerden von Phosphorsäure umsetzt, begegnet es grossen Schwierigkeiten, die Salzsäure im Mageninhalt quantitativ zu bestimmen und die Variationen der Salzsäuremenge quantitativ zu verfolgen. Jedenfalls bildet die Magenschleimhaut mehr Salzsäure, als zu den Eiweissverbindungen notwendig ist, und daher kann man wenigstens bei gewissen Stadien der Verdauung im Magensaft immer freie Salzsäure nachweisen.

Die mit Eiweissstoffen verbundene Salzsäure scheint jedoch zum Teil wenigstens ihre verdauenden Eigenschaften zu bewahren, und die Auffassung, dass nur die freie Salzsäure bei der Verdauung Bedeutung hätte, wäre demnach nicht stichhaltig.

Über die Art und Weise, in welcher die Salzsäure auf Kosten des alkalisch reagierenden Blutes entsteht, hat man mehrere Hypothesen aufgestellt. Unter diesen hat die folgende, von MALY herrührende, die weiteste Verbreitung gefunden. Das Blut enthält seiner alkalischen Reaktion ungeachtet sauer reagierende Salze, denn Na_2HPO_4 wird von Kohlensäure in NaH_2PO_4 und $NaHCO_3$ zerlegt. Auch die alkalisch reagierenden Salze Na_3HPO_4 und $NaHCO_3$ sind theoretisch saure Körper. Dem Blute werden fortwährend Säuren wie CO_2, H_2SO_4 und H_3PO_4 durch die Oxydationsprozesse zugeführt. In solch einem komplicierten Gemisch, wie es das Blutserum ist, sind, weil da eine Teilung zwischen Basen und Säuren stattfindet, gewiss auch freie Säuren, also auch Salzsäure, vorhanden. Dass vorzugsweise Salzsäure durch die Magendrüsen abgesondert wird, kommt daher, dass sie ein ausserordentlich grosses Vermögen hat, durch Membranen zu passieren.

Diese Hypothese setzt voraus, dass die Magendrüsen sehr vollkommene Diffusionsapparate sind, sowie dass sie auch das Vermögen besitzen, die neutralen und basischen Körper zurückzuhalten.

Auch unter Bezug auf diese Hilfshypothese ist die vorliegende Anschauung nicht genügend, denn sie nimmt keine Rücksicht darauf, dass die aus der Drüse hervortretende Flüssigkeit zuerst die Wand der Drüsenkapillaren passieren muss, und dass also von dieser dasselbe als von den Magendrüsen gelten muss, d. h. dass sie ein sehr vollkommener Diffusionsapparat ist und noch das Vermögen besitzt, die neutralen und basischen Körper zurückzuhalten. Da nun die Transsudate des Körpers sonst alkalisch reagieren, erfordert Maly's Hypothese noch, dass die Kapillaren der Magenschleimhaut wesentlich anders beschaffen sind, als die anderen Kapillaren des Körpers.

Einer Hypothese, die so viele Hilfshypothesen nötig hat, kann vorläufig keine eigentliche Bedeutung zuerkannt werden. Da wir aber wissen, dass die wichtigsten Verdauungsenzyme durch die Thätigkeit der Drüsenzellen gebildet werden, so erscheint es in der That viel wahrscheinlicher, dass auch die Salzsäure des Magensaftes einer spezifischen Zellenthätigkeit ihr Entstehen verdankt.

b. Das Pepsin.

Unter diesem Namen bezeichnet man eine in reinem Zustande noch nicht dargestellte, nicht dialysierbare Substanz, welche sich vor allem dadurch kennzeichnet, dass sie in saurer Lösung Eiweissstoffe unter Wasseraufnahme in einfachere Verbindungen spaltet. In neutraler Lösung übt das Pepsin keine verdauende Wirkung aus, und in einer alkalischen Lösung wird es zerstört.

Um die Wirkungsweise des Pepsins zu untersuchen, bedient man sich wie bei den übrigen Verdauungsenzymen der künstlichen Verdauung. Unter Anwendung von Pepsin und 0.1 proc. Salzsäure beobachtet man hierbei folgende Erscheinungen:

1. Gekochtes Fibrin quillt auf und zerfällt in kleinere Stückchen, die sich allmählich zu einer opalisierenden Flüssigkeit mit geringem Bodensatz lösen;

2. Wenn geronnenes und in Würfel geschnittenes Eiereiweiss der Einwirkung von Pepsinsalzsäure ausgesetzt wird, so werden die Ränder hell, durchsichtig und abgerundet, schmelzen und werden in einer opalisierenden Flüssigkeit mit häutchenartigem Rückstand gelöst.

Wenn Fibrin mit 0.1 proc. Salzsäure allein behandelt wird, so schwillt es zu einer Gelée auf. Frisches Fibrin kann innerhalb 1—2 Tage von der Salzsäure gelöst werden. Auf geronnenes Eiereiweiss übt die 0.1 proc. Salzsäure keine Wirkung aus.

Bei der Untersuchung, wie verschiedene Variablen auf die Pepsinverdauung einwirken, bestimmt man die grössere oder geringere Geschwindigkeit, mit welcher die durch das Pepsin bewirkte Veränderung stattfindet. Unter diesen Variabeln erfordern folgende eine etwas nähere Erörterung.

1. Die Temperatur. Das Optimum entspricht etwa der Körpertemperatur. Wird eine Pepsinlösung auf 80° C. erwärmt, so verliert das Pepsin in der Regel seine Leistungsfähigkeit. In trockenem Zustande kann man es eine Viertelstunde lang auf 170° C. erhitzen, ohne es vollständig zu zerstören. Bei Abnahme der Temperatur unterhalb 35° C. nimmt auch das Verdauungsvermögen des Pepsins ab, und wenn die Temperatur auf 0° C. herabgesetzt wird, übt das Pepsin keine Wirkung mehr aus. Indessen verträgt es, ohne zerstört zu werden, stundenlang eine Temperatur von —5° C.

2. Die Pepsinmenge. Die Menge des Enzymes, welche notwendig ist, um eine sehr kräftig verdauende Flüssigkeit zu erhalten, ist nur eine sehr geringe. So hat man z. B. in einem vortrefflich digerierenden künstlichen Magensaft nur 0.067 Proc. organische, nichtflüchtige Substanz gefunden. Und da diese Substanz kein reines Pepsin war, war die wirkliche Pepsinmenge noch geringer. Wenn man bei konstanter Salzsäure- und Eiweissmenge die Pepsinmenge des künstlichen Magensaftes variiert, und in bestimmten Zeiten die Menge des gelösten Eiweisses bestimmt, so findet man, dass die Geschwindigkeit der Verdauung mit zunehmender Pepsinmenge zunimmt,

und zwar ist die Digestionsgeschwindigkeit der Quadratwurzel aus den Pepsinkoncentrationen proportional (Schütz).

3. Der Gehalt an Säure. Wenn man bei konstanter Pepsin- und Eiweissmenge die Menge der Salzsäure variieren lässt, so findet man: 1) dass das Optimum des Säuregehaltes bei verschiedenen Eiweissstoffen ein verschiedenes ist und 2) dass ein zu grosser oder zu geringer Säuregehalt die Verdauung ganz aufhebt. Für das Fibrin wird etwa 0.09 Proc. HCl als die kräftigste Koncentration angegeben, bei 0.13 und 0.02 Proc. war die Wirkung nur sehr schwach. Dagegen übte der künstliche Magensaft bei 0.12—0.16 Proc. die kräftigste Wirkung auf geronnenes Eiereiweiss aus.

4. Die Art der Säure. Von allen bis jetzt in dieser Hinsicht geprüften Säuren wirkt in äquivalenten Mengen die Salzsäure am kräftigsten; dann folgen in absteigender Ordnung Phosphorsäure, Schwefelsäure, Milchsäure.

5. Die Art des Eiweisses und vor allem sein Quellungsvermögen übt auf die Geschwindigkeit der Pepsinverdauung einen sehr erheblichen Einfluss aus. Am leichtesten wird frisches Fibrin verdaut; Kasein wird leichter als gekochtes Fibrin, dieses leichter als koaguliertes Eiereiweiss, und animalische Eiweissstoffe im allgemeinen leichter als vegetabilische digeriert.

6. Die Gegenwart der Verdauungsprodukte, vor allem des Peptons, wirkt auf die Pepsindigestion, wie überhaupt auf die Verdauung, störend ein. Dieses hat bei der künstlichen Verdauung wahrscheinlich eine viel grössere Bedeutung als bei der natürlichen, denn bei der letzteren werden die Verdauungsprodukte allmählich resorbiert, je nachdem sie gebildet werden. Wird bei der künstlichen Verdauung die Flüssigkeit durch Wasserzusatz verdünnt, so erfolgt die Verdauung sogleich bedeutend besser.

7. Auch gewisse anorganische Salze stören die Pepsindigestion, einige weil sie die Quellung der zu digerierenden Eiweissstoffe verhindern, andere dadurch, dass sie mit dem Eiweiss Fällungen geben, welche das Pepsin aus der Lösung mit sich ziehen.

Betreffend die Art und Weise, wie das Pepsin gebildet wird, wissen wir nichts anderes, als dass es sich in der Magenschleimhaut nicht fertig gebildet, sondern in einem Vorstadium vorfindet. Wie schon bemerkt, wird das Pepsin durch Soda zerstört. Wenn man aber durch eine schwache Sodalösung die Magenschleimhaut extrahiert und dann das Extrakt mit Salzsäure ansäuert, so bekommt man eine pepsinhaltige, gut verdauende Flüssigkeit (Langley). In der Magenschleimhaut muss also eine Substanz anwesend sein, die durch Soda nicht zerstört und durch Behandlung mit Säuren in Pepsin verwandelt wird. Man nennt diese Substanz Pepsinogen.

Bei der Umsetzung des Eiweisses unter dem Einfluss des Pepsins entsteht eine grosse Anzahl von intermediären Substanzen, bevor das Endglied, das Pepton, gebildet wird.

Das Eiweissmolekül besteht nach Kühne und seinen Nachfolgern aus verschiedenen Atomkomplexen, von welchen die leichter zersetzbaren als Hemigruppen, die schwerer zersetzbaren als Antigruppen bezeichnet werden. Im Magen wird das Eiweiss durch den Magensaft zuerst in Acidalbuminat, Syntonin, verwandelt. Die Antigruppen werden dann in Protoalbumose, Heteroalbumose und Antialbumid gespalten. Letzteres geht bei weiter schreitender Verdauung in Antialbumose und endlich Antipepton über, während aus der Proto- und Heteroalbumose zunächst Amphoalbumose entsteht. Diese giebt als letztes Produkt bei der Magenverdauung das Amphopepton. Vom Pankreassaft wird aber

das Amphopepton teilweise in Leucin, Tyrosin u. s. w. zersetzt. Dies wird von Kühne in der Weise gedeutet, dass das Amphopepton hierbei zuerst in Hemipepton und Antipepton gespalten wird; ersteres ist aber gegen den Pankreassaft nicht beständig und wird in der soeben erwähnten Weise zersetzt, während das Antipepton auch in diesem Falle keine weitere Zersetzung erleidet.

Es ist hier nicht der Ort, die chemischen Reaktionen aller dieser Substanzen näher darzustellen. Es sei nur erwähnt, dass das Syntonin durch Neutralisation der Flüssigkeit gefällt wird, sowie dass die Albumosen den durch Fällung mit Ammoniumsulphat zu erhaltenden Niederschlag darstellen; was danach noch in der Verdauungsflüssigkeit bleibt, sind Peptone. Bei der Magenverdauung bilden sich Peptone nur in einer verhältnismässig geringen Menge.

Übrigens ist zu bemerken, dass bei der Verdauung verschiedener Eiweisssubstanzen verschiedene Arten von Albumosen entstehen. Alle diese werden unter dem gemeinschaftlichen Namen Proteosen zusammengefasst.

Dieselben Zersetzungen, welche die Eiweissstoffe durch die Verdauung mit dem Magensaft erleiden, zeigen sich auch bei deren Behandlung mit Säuren oder Alkalien oder mit überhitztem Wasserdampf, sowie bei den von Bakterien hervorgerufenen Fäulnisprozessen. Ja sogar schwache Salzlösungen können auf frisches Fibrin eine verdauende Wirkung ausüben (Danstre). Die Einwirkung der Verdauungsenzyme nimmt also keine besondere Ausnahmestellung ein.

Das Pepsin wirkt in saurer Lösung ausserdem auf die leimgebenden Substanzen und den Leim ein. Jene werden zu Leim verwandelt, und dieses verliert sein Gelatinierungsvermögen und wird zu sogen. Leimpepton transformiert.

Ferner geht das Mucin in peptonähnliche Substanzen und reducierende Substanzen über. Dagegen übt das Pepsin auf das Keratin und die Membran der Pflanzenzelle keine Wirkung aus. Bei der Magendigestion von Kaseïn geht der grösste Teil des Phosphors in die Lösung.

c. Das Labenzym.

Schon längst weiss man, dass die Milch durch Berührung mit der Magenschleimhaut oder Vermischung mit dem Extrakte der Magenschleimhaut gerinnt, indem das in der Milch enthaltene Kaseïn ausfällt. Da auch Säuren die Milch koagulieren, stellte man sich vor, dass die Fällung durch Magenschleimhaut von einer Säurewirkung bedingt sei. Erst die Untersuchungen von Selmi und Heinz sowie vor allem die von Hammarsten (1872) und Alexander Schmidt ergaben, dass die Gerinnung der Milch durch das Extrakt der Magenschleimhaut auch bei neutraler und alkalischer Reaktion erfolgt, dass also die Säure ganz überflüssig ist und dass die Gerinnung der Milch durch ein besonderes Enzym bewirkt wird, welches Labenzym oder Chymosin genannt wird und mit dem Pepsin nicht identisch ist.

Das Labenzym kommt wie das Pepsin als ein Vorstadium, Labzymogen, in der Magenschleimhaut vor. Das Labzymogen kann mit Wasser aus der Magenschleimhaut ausgezogen werden und wird durch Zusatz von Salzsäure in Labenzym umgewandelt.

Das Labenzym ist nicht diffusibel, wird durch eine höhere Temperatur zerstört und verhält sich betreffs seiner sonstigen Eigenschaften ganz wie

die übrigen Verdauungsenzyme. Ein Teil (unreines) Labenzym kann 400 000 bis 800 000 Teile Kaseïn koagulieren.

Die nähere Untersuchung der Gerinnung des Kaseïns unter der Einwirkung verschiedener Agentien hat ergeben, dass die hierbei stattfinden Prozesse ebenso wie die dabei gebildeten Produkte verschieden sind. Diejenige Fällung, die durch Zusatz von einer Säure zur Milch entsteht, ist kein Gerinnsel, sondern besteht nur aus unverändertem Kaseïn, welches bei dem Neutralisieren wieder gelöst wird. Wenn Milch angesäuert und dann gekocht wird, so gerinnt das Kaseïn in der That; die dabei entstandene Substanz aber ist indessen nicht mit der unter der Wirkung von Labenzym entstandenen identisch.

Die nähere Untersuchung der von dem Labenzym hervorgerufenen Gerinnung hat ergeben, dass das Kaseïn dabei erst eine Spaltung erleidet, und dann das eine der Spaltungsprodukte in fester Form ausfällt, wenn in der Lösung Calcium-Salze gegenwärtig sind. Sind diese aus der Milch entfernt, so tritt unter der Einwirkung des Labenzyms die erwähnte Spaltung allerdings ein, es entsteht aber dabei keine Gerinnung.

§ 4. Der Pankreassaft.

Je nachdem man den Pankreassaft aus einer kurz vor dem Versuch angelegten oder aus einer permanenten Fistel (siehe Abschnitt II, § 4) erhält, zeigt er eine verschiedene Beschaffenheit. In jenem Falle ist er klebrig, fast fadenziehend, geht bei Kälte in eine durchsichtige Gelée über, aus welcher sich eine dünne Flüssigkeit ausscheidet. Bei 0° C. entsteht aus demselben ein gallertartiger, flockiger, in verdünnten Säuren leicht löslicher Niederschlag. Unter Umständen ist das Sekret so reich an Eiweiss, dass es bei Erwärmung vollständig gerinnt. — Das Sekret bei den permanenten Fisteln ist dünnflüssiger und enthält eine geringere Menge fester Bestandteile.

Nach Pawlow ist letzteres als das normale Pankreassekret aufzufassen. Das dickflüssige, syrupöse Sekret bei frisch angelegten Fisteln ist, seiner Erfahrung nach, durch die Einwirkung der Operation auf die für alle Eingriffe ungemein empfindliche Drüse entstanden.

Die Menge des täglich abgesonderten Pankreassaftes kann ebensowenig wie die des Magensaftes mit irgend welcher Genauigkeit angegeben werden.

Der Pankreassaft reagiert immer alkalisch und enthält Eiweiss oft in sehr reichlicher Menge, wie aus der folgenden Zusammenstellung einiger Analysen hervorgeht.

	Hund Kudrewetzky Proc.	Mensch Zawadsky Proc.
Trockenrückstand	1.13—11.6	13.59
Alkalicität (die zur Neutralisation von 100 ccm nötige Menge von HCl in g)	0.05—0.89	
Organische Substanz	—	13.25
Eiweiss	—	9.21
Asche	—	0.34

Die wichtigsten Bestandteile des Pankreassekretes sind drei Enzyme, ein diastatisches, ein proteolytisches und ein fettspaltendes. Die beiden ersten und wahrscheinlich auch das dritte kommen in der Drüse als Vorstadien, Zymogene, vor. Dass sie in der That verschiedene Enzyme darstellen, folgt daraus, dass die diastatischen, proteolytischen und fettspaltenden Wirkungen des Pankreassekretes, bezw. -extraktes sich durchaus nicht parallel verändern.

a. Das diastatische Enzym

wurde von Valentin (1844) wie von Bouchardat und Sandras (1846) entdeckt und verhält sich, bezüglich seiner Wirkung auf die Stärke, ganz wie das diastatische Ferment des Speichels. Ausserdem wird angegeben, dass es ganze Mengen von Maltose in Dextrose verwandelt, was nach Röhmann von einem besonderen Enzym (Glukase) bedingt sei.

b. Das proteolytische Enzym, das Trypsin,

unterscheidet sich von dem Pepsin wesentlich dadurch, dass es die Eiweisskörper bei alkalischer Reaktion verdaut. Schon Purkinje und Pappenheim (1836) wie Cl. Bernard haben die proteolytische Wirkung des Pankreassekretes angedeutet, als ihr eigentlicher Entdecker muss jedoch Corvisart (1857) angesehen werden. Später hat sich besonders Kühne grosse Verdienste um unsere Kenntnis des Trypsins erworben.

Bei künstlicher Verdauung wird die Trypsinwirkung durch 0.02 — 0.01 Proc. Salzsäure herabgesetzt und durch 0.1 Proc. Salzsäure ganz verhindert. Dagegen übt die Milchsäure in kleinen Mengen keine Hemmung aus, und in einer Mischung von 0.02 Proc. Milchsäure, 2 Proc. Kochsalz und Galle hat das Trypsin eine sehr kräftige Wirkung.

Die Spaltung der Eiweissstoffe, welche durch das Trypsin bewirkt wird, geschieht in derselben Weise wie die durch das Pepsin hervorgerufene, nur mit dem Unterschied, dass bei genügend lange dauernder Einwirkung die Spaltung der Hemigruppe von dem Trypsin weiter als von dem Pepsin getrieben wird, indem aus dem Hemipepton Leucin (Amidocapronsäure: $[CH_3]_2CH \cdot CH_2 \cdot CH[NH_2] \cdot COOH$), oder vielleicht mehrere verschiedene Leucine, und Tyrosin (Parahydroxylphenyl-α-Amidopropionsäure: $HO \cdot C_6H_4 \cdot C_2H_3[NH_2] \cdot COOH$), sowie andere Substanzen gebildet werden.

Ausserdem bringt das Trypsin bei vielen Säugetieren ganz wie das Labenzym das Kaseïn zum Gerinnen und löst den Leim, die elastische Substanz und strukturlose Membranen. Dagegen übt es keine Wirkung auf das Nukleïn, noch auf leimgebende Substanzen aus, wenn letztere nicht vorher mit Säure behandelt oder auf 70° C. erwärmt worden sind.

In der Drüse kommt kein Trypsin, sondern nur ein Zymogen vor; wird der Pankreas frisch mit Glycerin oder ausgekochtem Wasser extrahiert, so hat dieses Extrakt keine verdauenden Eigenschaften. Wenn dasselbe aber mit nicht ausgekochtem Wasser, oder mit Essigsäure behandelt wird, oder wenn man einige Minuten lang Luft durch dasselbe leitet,

oder wenn es mit Platinschwarz geschüttelt wird, so wird es kräftig wirksam. Dasselbe findet auch statt, wenn die Drüse 24 Stunden lang liegen bleibt, bevor sie extrahiert wird. Dies alles zeugt dafür, dass das aus der Drüse extrahierte Zymogen durch Sauerstoffzufuhr in Enzym verwandelt wird. Und auf der anderen Seite kann die verdauende Wirkung einer Trypsinlösung durch Behandlung mit reducierenden Substanzen herabgesetzt werden.

c. Das fettspaltende Enzym.

Im Jahre 1846 bemerkte Cl. Bernard, dass beim Hunde das Fett sogleich nach dem Eintritt ins Duodenum digestive Veränderungen erlitt, während dies beim Kaninchen etwas weiter vom Ventrikel stattfand. Die Ursache dieser Differenz fand er darin, dass sich beim Hund der Hauptausführungsgang des Pankreas zusammen mit dem Ductus choledochus ganz nahe dem Pylorus in den Darm eröffnet, während er beim Kaninchen etwa 30—35 cm unterhalb des Duct. choledochus einmündet.

Das Pankreassekret musste also bei der Fettverdauung eine grosse Wirkung haben, und die fortgesetzten Versuche hierüber haben gezeigt, dass diese Wirkung in einer Spaltung der Fette in Glycerin und freie Fettsäuren liegt. Die Bedeutung dieser Spaltung werden wir beim Studium der Verdauung im Darme näher erörtern.

§ 5. Die Galle.

Die menschliche Galle ist, so wie sie aus der Leber fliesst, eine schön rotgelbe oder gelbbraune oder grüne, alkalisch reagierende Flüssigkeit, die, sobald sie einige Zeit mit der Luft in Berührung steht, eine grüne oder grünliche Farbe annimmt. Sie enthält eine nicht unbedeutende Menge Mucin, und die Menge der festen Bestandteile beträgt 1.5—3 Proc. oder mehr, worunter 0.7—0.8 Proc. Mineralstoffe.

Die täglich abgesonderte Menge der Galle beträgt, nach Beobachtungen von Hammarsten an Menschen mit Gallenfisteln, über 600 g pro 24 Stunden.

Bei nüchternem Zustande fliesst die Galle nicht in den Darm hinein, sondern sammelt sich in der Gallenblase, wo sie durch Resorption von Wasser und Beimengung von Blasenschleim koncentrierter wird, so dass ihr Gehalt an festen Bestandteilen bis auf 16—17 Proc. steigen kann. Das spezifische Gewicht der Blasengalle ist 1.01—1.04.

Die wichtigsten Bestandteile der Galle sind, ausser dem schon erwähnten Mucin, die gallensauren Salze und die Gallenfarbstoffe.

Die Gallensäuren kommen in der Galle nie frei, sondern als Alkalisalze vor. Sie sind Paarlinge von Glykokoll (Amidoessigsäure: $NH_2 \cdot CH_2 \cdot COOH$) und Taurin (Amidoäthansulfonsäure: $NH_2 \cdot C_2H_4 \cdot SO_2OH$) mit einer Cholalsäure. Bemerkenswert ist, dass die Galle eines und desselben Tieres immer die gleichen Cholalsäuren enthält. Die Glykocholsäure ($C_{26}H_{43}NO_6$) und die Taurocholsäure ($C_{26}H_{45}NSO_7$) kommen bei verschiedenen Gallen in wechselnden relativen Mengen vor; indessen ist die

erstere immer in grösserer Menge vorhanden. Ausser der gewöhnlichen Cholalsäure, deren Zusammensetzung der Formel $C_{20}H_{31}\begin{cases}CHOH\\(CH_2OH)_2\\COOH\end{cases}$ entspricht, sind in der menschlichen Galle noch zwei andere Säuren nachgewiesen worden, nämlich die Choleïnsäure ($C_{24}H_{40}O_4$) und die Fellinsäure ($C_{23}H_{40}O_4$).

Die Gallenfarbstoffe sind sehr zahlreich und werden durch verschiedene Einwirkungen in wieder andere Farbstoffe verwandelt. Unter physiologischen Verhältnissen kommen eigentlich nur zwei solche Farbstoffe in der Galle vor, nämlich das rotgelbe Bilirubin und das grüne Biliverdin. Ersteres, welches leicht zu rhombischen Tafeln krystallisiert, ist als die Muttersubstanz des Biliverdins und aller übrigen Gallenfarbstoffe zu betrachten.

Das Bilirubin hat die Formel $C_{16}H_{18}N_2O_3$ (Maly). Durch Oxydation wird dasselbe in das grüne Biliverdin $C_{16}H_{18}N_2O_4$ verwandelt, und umgekehrt kann letzteres durch Reduktion wieder in Bilirubin übergehen. Von Wasserstoff in statu nascendi wird Bilirubin in Hydrobilirubin $C_{32}H_{40}N_4O_7$ übergeführt, welches bisweilen auch in der Menschengalle vorkommt. Da Bilirubin und Biliverdin in der Regel gleichzeitig in der Galle anwesend sind, hat die Galle eine zwischen rot und grün liegende Farbe, die, je nachdem der eine oder andere Farbstoff vorherrscht, mehr ins rötliche oder mehr ins grünliche zieht.

Über die quantitative Zusammensetzung der Galle giebt die folgende Zusammenstellung einiger Analysen Aufschluss.

	Blasengalle	Lebergalle Hammarsten
	Proc.	Proc.
Wasser	82.3—89.8	96.5—97.5
Feste Stoffe	10.2—17.7	3.5—2.5
Mucin und Farbstoff	1.3—2.5	0.4—0.5
Gallensaure Alkalien	3.0—6.8	1.8—0.9
Taurocholat	0.9—1.9	0.2—0.3
Glykocholat	2.1—4.9	1.6—0.7
Fettsäuren aus Seifen	1.6—0.8	0.10—0.14
Cholesterin	0.3—0.4	0.06—0.16
Lecithin	1.2—0.4	0.06—0.07
Fett		0.06—0.10
Lösliche Salze	—	0.7—0.8
Unlösliche Salze	—	0.02—0.05

Bei der Verdauung hat die Galle, wie es scheint, ihre grösste Bedeutung darin, dass sie, vermöge ihrer gallensauren Salze, freie Fettsäuren aufzulösen vermag, worüber Näheres bei dem Studium der Resorption im Darme.

In der Galle findet sich bei einigen Tieren ein diastatisches Enzym, welches jedoch möglicherweise nicht in der Leber gebildet wird, sondern ein resorbiertes und in der Galle wieder ausgeschiedenes Enzym aus dem Pankreas darstellt.

Die genetischen Beziehungen der Gallenbestandteile sind allerdings noch nicht vollständig aufgeklärt. Unser Wissen ist aber in dieser Hinsicht viel weiter fortgeschritten als in Bezug auf die anderen Verdauungssekrete.

Dass die gallensauren Salze und die Gallenfarbstoffe in der That in der Leber gebildet werden, geht daraus hervor, dass man bei Vögeln, an welchen die Leber exstirpiert oder sämtliche Gefässe der Leber wie die Gallengänge gebunden wurden, keine Spur von Gallenfarbstoffen hat nachweisen können. Ferner daraus, dass bei Säugetieren, nach Unterbindung des Ductus choledochus und des Ductus thoracicus, weder im Blut noch im Harne Gallensäuren oder Gallenfarbstoffe nachgewiesen worden sind (Harley).

Da die Paarlinge der Cholalsäure, das Glykokoll und das Taurin, N-haltig sind, müssen sie aus Eiweiss entstehen. Über die Entstammung der Cholalsäure selbst weiss man nichts Sicheres.

Die Gallenfarbstoffe werden allgemein als Derivate des Blutfarbstoffes, des Hämoglobins, aufgefasst. Dafür sprechen unter anderem folgende Thatsachen. In Blutextravasaten hat man einen Farbstoff, Hämatoïdin, kennen gelernt, der dem Bilirubin sehr nahe steht und vielleicht damit identisch ist. Wenn aufgelöstes Hämoglobin ins Blut hineingespritzt wird oder Substanzen, welche das Hämoglobin aus den Blutkörperchen auflösen, dem Körper einverleibt werden, so wird die Menge der in der Galle abgesonderten Farbstoffe wesentlich gesteigert, und man hat auch angegeben, dass die Zahl der Blutkörperchen in der Lebervene viel geringer als in der Pfortader sei, was beweisen sollte, dass Blutkörperchen in grosser Menge in der Leber zu Grunde gehen würden. Es ist jedoch hinsichtlich dieser Ergebnisse zu bemerken, dass die Operationen, welche zur Entnahme der Blutproben notwendig sind, die normale Cirkulation durch die Leber mehr oder weniger beeinträchtigen und daher eine bedeutende Fehlerquelle darstellen.

Da es sich nun ferner bei diesen und anderen Versuchen gezeigt hat, dass die Absonderung der Gallenfarbstoffe niemals derjenigen der Gallensäuren parallel geht, folgt endlich, dass diese beiden Hauptbestandteile der Galle nicht Spaltungsprodukte derselben Substanzen sein können.

§ 6. Der Darmsaft.

Der Darmsaft des Menschen ist, so wie er von Menschen mit einer künstlichen Öffnung des Dünndarmes (Anus praeternaturalis) erhalten wird, eine dünne, helle, einige darin schwimmende Flocken enthaltende Flüssigkeit von stark alkalischer Reaktion, welche Eiweiss enthält, sowie durch Zusatz von Essigsäure aufbraust. Spezifisches Gewicht etwa 1.007.

Die meisten Autoren, welche die Einwirkung des Darmsaftes auf die Verdauung untersucht haben, stimmen darin überein, dass der Darmsaft auf die Stärke eine diastatische Wirkung ausübt, dass er den Rohrzucker invertiert und dass er Fett in derselben Weise wie eine verdünnte Sodalösung emulgiert. Ferner wird auch angegeben, dass er rohes Fibrin verdaut, was angesichts der Thatsache, dass das rohe Fibrin so ungemein leicht von allen möglichen Agentien angegriffen wird, keine besondere Beachtung verdient. Wichtiger ist die Angabe, dass der Darmsaft in ganz derselben Weise wie das Pankreassekret alle Eiweissstoffe verdauen soll. Diese Angabe steht indessen bis jetzt ziemlich vereinzelt da und fordert dringend zu wiederholten Untersuchungen auf.

Zweiter Abschnitt.

Die Absonderung der Verdauungssäfte.

§ 1. Allgemeine Übersicht.

Der Absonderungsprozess der verschiedenen Verdauungsdrüsen bietet bei allen eine in vielen wesentlichen Punkten sehr grosse Ähnlichkeit dar. Deswegen ist es angezeigt, erst die allgemeinen Züge des Sekretionsprozesses darzustellen, bevor wir die bei den einzelnen Drüsen erscheinenden Eigentümlichkeiten erörtern.

Im Jahre 1851 zeigte Ludwig, dass die Durchtrennung der cerebralen Drüsennerven eine totale Aufhebung der Sekretion der Speicheldrüsen (Submaxillaris, Parotis) zur Folge hatte: stundenlang traten auch nicht die geringsten Spuren von Flüssigkeit in das Rohr, welches in den Ausführungsgang der betreffenden Drüse eingesetzt war. Sobald aber der cerebrale Drüsennerv gereizt wurde, quoll der Speichel aus dem Ausführungsgange hervor. Durch eine eingehende Untersuchung, über welche unten (§ 2) näher berichtet werden soll, wies Ludwig noch nach, dass diese Sekretion nicht ein Filtrat aus dem Blute darstellte, sondern von einer durch den Nerven hervorgerufenen spezifischen Thätigkeit der Drüsenzellen bedingt war.

Diese Erfahrungen standen mehrere Jahrzehnte hindurch ganz vereinzelt da. Allerdings hatte man einige Beobachtungen gesammelt, aus welchen mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit hervorzugehen schien, dass auch die Absonderung der Magendrüsen und des Pankreas von sekretorischen Nerven wesentlich beeinflusst war (Heidenhain, Richet u. a.). Erst vor wenigen Jahren ist die Existenz solcher Nerven durch Pawlow zu voller Evidenz nachgewiesen worden.

Indessen können wir zur Zeit noch nichts Bestimmtes darüber sagen, inwiefern die übrigen Verdauungsdrüsen, die Lieberkühn'schen und die Brunner'schen Drüsen im Dünndarm und die Leber, in derselben Weise wie die schon genannten hinsichtlich ihrer Sekretion unter dem Einfluss von sekretorischen Nerven stehen, und man kann sich darüber verschiedene aprioristische Ansichten bilden, welche aber, angesichts unserer mangelhaften Kenntnis der hierher gehörigen Thatsachen, hier keine nähere Berücksichtigung beanspruchen können.

Es wäre von sehr grossem Interesse, die anatomische Verbindung zwischen den sekretorischen Nerven und den zelligen Elementen der Drüsen genau zu kennen. Die vielfachen Bemühungen der Anatomen haben aber in dieser Hinsicht das erstrebte Ziel noch nicht vollständig erreicht; in der letzten Zeit giebt man indessen an, dass die Nerven die Membrana propria der Acini durchbohren und in besondere, den secernierenden Zellen anliegende Endapparate auslaufen. Die letzteren haben entweder die Form maulbeerförmiger Klumpen, oder sie stellen verzweigte Ranken dar, welche mit feinen Knöpfchen besetzt sind.

Die Sekretion derjenigen Verdauungsdrüsen, welche nachweislich unter dem direkten Einfluss des centralen Nervensystemes stehen, wird unter normalen Verhältnissen durch reflektorische Einwirkungen, welche bei der detaillierten Darstellung des Sekretionsvorganges bei den verschiedenen Drüsen näher erörtert werden sollen, hervorgerufen. Diese reflektorischen Einwirkungen stehen in der Regel zu der Nahrungsaufnahme in einem sehr nahen Verhältnis, und im allgemeinen kann man sagen, dass im nüchternen Körper Verdauungsflüssigkeiten nur in einem sehr geringen Grade abgesondert werden.

Von dieser Regel bildet jedoch die Galle eine Ausnahme; auch bei nüchternen Tieren, ja im Hunger wird sie gebildet und von der Leber abgegeben, was möglicherweise damit im Zusammenhange steht, dass die Galle nicht allein eine Verdauungsflüssigkeit darstellt, sondern auch verschiedene Produkte enthält, welche, so weit sich unsere jetzigen Kenntnisse erstrecken, bei der Verdauung keine Bedeutung haben, sondern als wirkliche Abfallsprodukte aufgefasst werden müssen, und ununterbrochen ausgeschieden werden, ganz wie es mit den im Harn und in der exspirierten Luft enthaltenen Zersetzungsprodukten der Fall ist.

Im Jahre 1868 teilte Heidenhain die wichtige Beobachtung mit, dass die Submaxillardrüse bei anhaltender lebhafter Thätigkeit anatomische Veränderungen erfährt, und konstatierte einige Jahre später, dass dasselbe auch bei der Parotis und den Fundusdrüsen des Magens der Fall ist. Die Untersuchungen in dieser Richtung wurden von mehreren anderen Autoren fortgesetzt, und durch diese Arbeiten ist es erwiesen, dass sich in der ruhenden Drüse eine in Form von kleinen Körnchen abgelagerte Substanz findet, welche während der Thätigkeit der Drüse in einem grösseren oder geringeren Grade verschwindet. Diese Substanz muss daher als die Quelle der spezifischen Bestandteile der Drüsensekrete aufgefasst werden.

Bei der Sekretion bilden die Drüsen Wärme. Die Temperatur des Lebervenenblutes fand Cl. Bernard 1856 konstant höher als die des Pfortaderblutes; zur Zeit der lebhaftesten Gallenabsonderung stieg die Differenz auf 0.7—0.9° C. Im folgenden Jahre beobachteten Ludwig und Spiess, dass die Temperatur des Submaxillarisspeichels um mehr als 1° C. höher als diejenige des Blutes in der gleichseitigen Carotis sein kann, dem jedoch in der letzten Zeit widersprochen worden ist.

Ich habe schon oben erwähnt, dass die Drüsen bei ihrer Thätigkeit auch elektrische Erscheinungen darbieten (vgl. S. 47).

Betreffs der Speicheldrüsen geben Bayliss und Bradford an, dass beim Hunde die Reizung der cerebralen Absonderungsnerven eine starke elektrische Stromschwankung sowohl in der Submaxillaris als in der Parotis hervorrief, und zwar wurde dabei die Oberfläche der Drüse dem Hilus gegenüber negativ. Die Reizung des Sympathicus bewirkte an derselben Drüse eine entgegengesetzte Stromschwankung, indem jetzt die Oberfläche positiv zum Hilus wurde. Ferner zeigten sie, dass diese elektrischen Erscheinungen weder von den gleichzeitigen Veränderungen der Gefässweite noch von der Strömung des Sekretes durch die Drüsengänge bedingt ist. Auf Grund dessen und anderer Beobachtungen schliessen die genannten Autoren, dass die Negativität der

Oberfläche dem Hilus gegenüber wahrscheinlich von der Passage der Flüssigkeit durch die Wand der Acini oder durch die Veränderungen der zelligen Drüsenelemente, welche von der Reizung der sekretorischen Nerven hervorgerufen werden und der Flüssigkeitsströmung vorangehen, hervorgerufen werden. Die durch Sympathicusreizung erzeugte Positivität der Oberfläche wäre der Ausdruck derjenigen Veränderungen in den Drüsenzellen, durch welche die organischen Bestandteile des Sekretes gebildet werden.

Der einsteigende Strom der Magenschleimhaut wurde von Bohlen näher untersucht. Bei Reizung des Vagus unterhalb des Abganges der Herzäste fand er beim Kaninchen fast unmittelbar nach dem Beginn der Reizung eine geringe positive (gleichsinnige) Schwankung, die nach einigen Sekunden in eine negative umschlug. Diese Wirkung blieb nach Atropinisierung des Tieres aus. Wie dieser Einfluss der Vagusreizung im einzelnen erklärt werden soll, lässt Bohlen vorläufig unentschieden; er nimmt aber als wahrscheinlicher an, dass derselbe sich auf die eigentlichen Verdauungsdrüsen und nicht auf das Oberflächenepithel bezieht.

§ 2. Die Speicheldrüsen.

a. Anatomie der Absonderungsnerven.

Die Speicheldrüsen bekommen ihre Nerven in zwei verschiedenen Bahnen, nämlich teils in cerebralen, teils in sympathischen Bahnen. Die ersteren wurden, wie schon bemerkt, von Ludwig nachgewiesen; die Entdeckung, dass auch der Sympathicus eine Speichelsekretion hervorrufen kann, verdanken wir Eckhard.

Beim Hunde kommen die cerebralen Absonderungsnerven der Gl. submaxillaris und der Gl. sublingualis aus dem N. facialis, gehen durch die Chorda tympani zum Ramus lingualis trigemini und von diesem Nerven längs des Ausführungsganges zu der Drüse. Die cerebralen Absonderungsnerven der Parotis entstammen beim Hunde dem N. glossopharyngeus und erreichen den N. auriculo-temporalis durch den N. Jacobsonii, N. petrosus sup. min. und das Gangl. oticum.

Die sympathischen Absonderungsnerven verlaufen im Halssympathicus zum obersten Halsganglion und gehen von da, die Hilusgefässe begleitend, nach der Drüse.

Im peripheren Verlauf dieser Nerven sind Ganglienzellen eingeschaltet und zwar für die sympathischen Fasern der Sublingualis und der Submaxillaris in dem obersten Halsganglion; die Ganglienzellen der cerebralen Absonderungsnerven für die Sublingualisdrüse finden sich als kleine Ganglia über die ganze Drüse verbreitet (zu diesen Ganglien gehört das Gangl. submaxillare); diejenigen der Absonderungsnerven für die Submaxillaris liegen zum grössten Teil im Hilus der Drüse selbst (Langley).

b. Die Reizung der Absonderungsnerven.

Bei Reizung geben die verschiedenen Absonderungsnerven ganz verschiedene Resultate, welche von der einen Tierart zur anderen Variationen darbieten. Hier wollen wir nur die Verhältnisse beim Hunde berücksichtigen.

Die Reizung der cerebralen Absonderungsnerven ruft fast augenblicklich eine reichliche Sekretion hervor, welche bei zweckmässig unterhaltener Reizung stundenlang dauern kann.

Die durch den Sympathicus hervorgerufene Sekretion erscheint nur spät, es treten einige Tropfen Sekret aus dem Ausführungsgange hervor, dann stockt die Sekretion, um bei fortgesetzter Reizung wieder zu erscheinen. Dies gilt von der Submaxillaris. Die Parotis des Hundes giebt bei Reizung des Sympathicus in der Regel gar keine Sekretion, obgleich man sich doch davon überzeugen kann, dass die Reizung nicht wirkungslos gewesen ist

(vgl. unten). Dies beruht wahrscheinlich darauf, dass das dickflüssige Sekret den Ausführungsgang verstopft.

Die Verschiedenheiten der cerebralen und der sympathischen Absonderung erstrecken sich auch auf die Sekrete. Der Chordaspeichel ist bei der Submaxillaris des Hundes eine schleimige, fadenziehende, wasserklare Flüssigkeit, während der Sympathicusspeichel derselben Drüse eine zähe, klumpige, weissliche Masse darstellt und blasse, geléeartige Ballen von verschiedener Form enthält. Der Chordaspeichel enthält 1—2 Proc., der Sympathicusspeichel bis zu 6 Proc. feste Bestandteile.

Die beiden Speichelarten zeigen bei der Parotis des Kaninchens keine sichtbare Differenz. Beide sind wässerig, leicht tropfbar, nicht fadenziehend. Der cerebrale Speichel gerinnt aber bei Erhitzung im Wasserbad nur in kleinen Flocken, der sympathische bildet dabei aber ein einziges Gerinnsel. Der cerebrale Speichel enthält 1—2 Proc. Fixa, der Sympathicusspeichel 3.7—8.3 Proc. Der Überschuss an Fixa ist allein von Eiweissstoffen bedingt, denn der procentige Gehalt an Salzen ist bei den beiden Speichelarten gleich gross.

Man könnte sich denken, dass die Ursache dieser Verschiedenheit in der verschieden grossen Blutzufuhr zu der Drüse bei Reizung der verschiedenen Absonderungsnerven liege. Denn die Reizung der cerebralen Absonderungsnerven bewirkt nicht allein eine Absonderung, sondern auch eine beträchtliche Erweiterung der Blutgefässe der Drüse und also eine vermehrte Blutzufuhr (vgl. S. 208), während die Sympathicusreizung eine Gefässkontraktion und eine davon abhängige Abnahme der Blutzufuhr hervorruft. Je mehr Blut die Drüse bekommt, um so wässeriger müsste das Sekret sein, und umgekehrt.

So einfach liegt die Sache doch nicht. Denn wenn man die Arterien der Drüse verschliesst und dann den cerebralen Absonderungsnerven reizt, so bekommt man allerdings nur eine verhältnismässig geringe Menge Speichel, derselbe hat aber alle Eigenschaften des normalen cerebralen Speichels und sein procentiger Gehalt an festen Bestandteilen ist nicht grösser als bei unbehinderter Cirkulation.

Die Ursachen zu den Verschiedenheiten der beiden Speichelarten liegen also tiefer. Heidenhain hat, allerdings unter aller Reservation, versucht, die betreffenden Erscheinungen in folgender Weise zu erklären. Er stellt sich vor, dass jede Drüse von zweierlei Absonderungsnerven versorgt sei: 1) Nerven, welche die Abgabe des Wassers besorgen („sekretorische Nerven") und 2) Nerven, die der Bildung der löslichen Sekretbestandteile und dem Zuwachs des Protoplasmas vorstehen („trophische Nerven"). Diese Nerven kommen in den verschiedenen Drüsennerven in verschiedener Menge vor und zwar derart, dass der cerebrale Absonderungsnerv beim Hund verhältnismässig arm an trophischen und reich an sekretorischen Fasern sei, während der sympathische Nerv umgekehrt nur wenige sekretorische, statt dessen aber viele trophische Nerven enthalte.

Es ist nicht zu leugnen, dass Heidenhain zur Stütze dieser Auffassung mehrere Thatsachen beigebracht hat, unter welchen diejenige, dass die gleichzeitige Reizung des Sympathicus und des Glossopharyngeus beim Hunde den procentigen Gehalt an festen Bestandteilen im Parotissekret beträchtlich steigert, von ganz besonders grosser Bedeutung erscheint. Es ist aber nicht möglich, alle die bis jetzt bekannten Thatsachen über den Nerveneinfluss auf die Speichelsekretion aus diesem Gesichtspunkte zu deuten. Wenn man z. B. die Drüse mit einer nicht allzugrossen Dosis Atropin vergiftet, so wird die Chordareizung ganz erfolglos zu einer Zeit, da die Sympathicusreizung noch vollständig wirksam ist. Nun ist es sehr wahrscheinlich, dass das Atropin durch Lähmung der Endapparate des cerebralen Absonderungsnerven wirkt. Die hier erwähnte Thatsache lehrt also, dass dieses Gift in verschiedener Weise die Endapparate der beiden Nerven beeinflusst. Dann kann man doch nicht sagen, dass der Sympathicus und die Chorda aus Fasern derselben Art aber in verschiedener relativer Menge zusammengesetzt sind (Langley).

Was auch für die Theorie der Innervation der Speicheldrüsen grosse Schwierigkeiten bietet, ist die von Cl. Bernard entdeckte sogen. paralytische Sekretion.

Etwa 24 Stunden nach Durchschneidung der cerebralen Absonderungsnerven der Submaxillarisdrüse beginnt die Drüse zu secernieren, anfangs langsam, später immer schneller, so dass nach einer Woche 1 Tropfen in etwa 20 Minuten aus dem Ausführungsgange hervortritt. Dabei ist es gleichgültig, ob der Sympathicus unversehrt ist oder nicht. Die Durchtrennung des Sympathicus ruft an und für sich keine paralytische Sekretion hervor. Im Laufe der Zeit nimmt die Grösse der paralytischen Drüse allmählich ab, die Drüse bekommt ein wachsartiges Aussehen, ihre mikroskopische Beschaffenheit wird verändert, u. s. w.

Man hat selbstverständlich vielfach versucht, diese merkwürdige Erscheinung zu deuten; die in dieser Hinsicht aufgestellten Hypothesen können hier aber nicht erörtert werden.

Noch grösseren Schwierigkeiten begegnen wir, wenn wir die mechanischen Bedingungen der Sekretion theoretisch verfolgen wollen. Man könnte sich von vornherein vorstellen, dass die Sekretion nur eine in den Kapillaren stattfindende Filtration aus dem Blute darstellt. Schon die chemische Beschaffenheit der Sekrete macht aber einer solchen Annahme grosse Schwierigkeiten, denn mehrere der Stoffe, die wir in den Sekreten und in den Drüsen vorfinden, finden sich gar nicht im Blute und müssen sich also in den Drüsenzellen selbst bilden. Dies bezeugen übrigens auch die später zu besprechenden Erfahrungen in Bezug auf die bei der Sekretion in den Drüsen auftretenden morphologischen Veränderungen.

Hierzu kommt aber noch folgendes. Wenn man den Ausführungsgang der Submaxillarisdrüse mit einem Hg-Manometer verbindet und dann den cerebralen Absonderungsnerven reizt, so kann das Quecksilber in dem Manometer innerhalb einer sehr kurzen Zeit, sogar nach 25 Sekunden, bis zu etwa 100 mm höher als das Quecksilber in einem mit der A. carotis verbundenen Manometer steigen.

Der in solcher Weise bestimmte Absonderungsdruck stellt aber noch nicht das Maximum der von den Drüsenzellen entwickelten Druckkräfte dar, denn bei dem hohen Druck, der unter diesen Umständen in den Drüsengängen waltet, tritt eine nicht unerhebliche Filtration von innen nach aussen durch deren Wände hervor, wodurch das weitere Ansteigen des Manometers natürlich verhindert wird.

Man könnte sich denken, dass die Blutgefässe der Drüse durch rhythmische Kontraktionen ihrer Wände den Blutdruck in die Höhe treiben könnten und solcher Art eine wirkliche Filtration ermöglichten. Dies ist aber nicht der Fall, denn der Blutdruck in den Drüsenvenen war bei einem Versuch von Ludwig vor und während der Reizung der Drüsennerven ganz unverändert und stieg nach Erfahrungen von Bidder höchstens auf 37 mm Hg, was ja nicht der Fall sein könnte, wenn hier accessorische Druckkräfte ins Spiel kommen sollten.

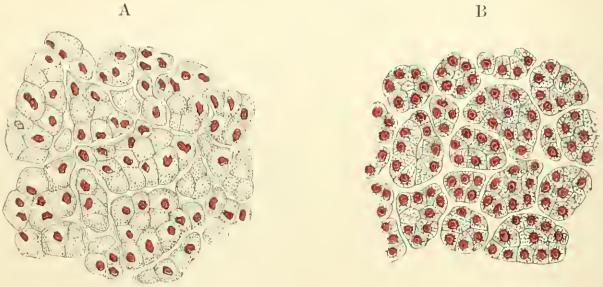
Endlich wird auch die letzte Möglichkeit, die Sekretion als einen Filtrationsvorgang aufzufassen, dadurch aufgehoben, dass bei verbluteten Tieren die Reizung der Absonderungsnerven eine Speichelabsonderung hervorruft, selbst wenn aus durchschnittenen grösseren Arterien kein Tropfen Blut mehr hervordringt.

Die Nervenreizung bedingt also eine Veränderung der zelligen Elemente der Drüse; durch welche diese die bei der Sekretion erscheinenden Kräfte entfalten.

Bei der Nervenreizung werden nicht allein die in den Drüsenzellen während der Ruhe abgelagerten Bestandteile ausgesondert, sondern zu gleicher

Zeit die betreffenden Stoffe in vermehrter Menge neugebildet. Wenn man die Drüsennerven mit verschieden starken Reizen reizt, so steigt zu gleicher Zeit nicht allein die absolute Menge des Sekrets und die festen Bestandteile desselben, sondern es nimmt auch der procentige Gehalt an letzteren mit steigender Sekretionsgeschwindigkeit zu. Diese Steigerung erstreckt sich immer auf die Aschenbestandteile, auf die organischen Bestandteile des Sekretes dagegen nur dann, wenn nicht die Drüse infolge anhaltender Arbeit ermüdet worden ist. In diesem Falle kann der procentige Gehalt an organischen Stoffen bei grösserer Sekretionsgeschwindigkeit sogar abnehmen.

Die Folgerung, dass die Nervenreizung auch die Bildung der spezifischen Sekretbestandteile begünstigt, wird ferner dadurch gestützt, dass eine zwischen zwei schwache Reizungen eingeschobene stärkere Reizung den procentigen Gehalt an organischen Bestandteilen bei der letzten schwachen Reizung erhöht.



Figur 88. Parotis des Kaninchens, Alkoholkarminpräparat, nach Heidenhain. A, die Drüse im Ruhezustande. B, die Drüse nach Reizung des Halssympathicus.

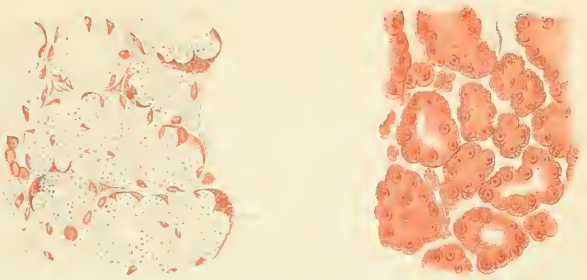
Wir können also die durch die Nervenreizung in der Drüse hervorgerufenen Thätigkeitsäusserungen in folgender Weise kurz zusammenfassen: Die Drüse wird zur Sekretion gebracht, und zu gleicher Zeit tritt auch eine gesteigerte Bildung der spezifischen Sekretbestandteile auf; wenn die Reizung eine längere Zeit dauert und die Drüse allmählich ermüdet, so ist die Abgabe von Sekretionsprodukten grösser als die Neubildung von spezifischen Bestandteilen.

c. Die bei der Sekretion auftretenden morphologischen Veränderungen.

An Alkoholkarminpräparaten zeigen nach Heidenhain die Zellen der Eiweissdrüsen (Fig. 88) im Ruhezustande in einer hellen, ungefärbten Grundlage eine spärlich feinkörnige Substanz und einen kleinen, unregelmässig zackigen, rot gefärbten Kern ohne deutliches Kernkörperchen. Nach Reizung, wenn einige Kubikcentimeter eiweissreichen Sekretes entleert worden sind, haben sich alle Teile der Zelle verändert: 1) ihre Grösse hat mehr oder weniger abgenommen; 2) der Kern ist nicht mehr zackig, sondern rund und zeigt scharf hervortretende Kernkörperchen; 3) die Menge der hellen Grundsubstanz hat ab-, dagegen die der körnigen Substanz mehr oder weniger zugenommen,

am meisten in der Umgebung des Kernes; deshalb ist die Zelle im ganzen trüber geworden.

Bei den Schleimdrüsen (Fig. 89) sind in ähnlichen Präparaten die ruhenden Zellen gross, hell, zeigen abgeplattete wandständige Kerne, umgeben von einer geringen



Figur 89. Orbitaldrüse des Hundes, Alkoholkarminpräparat, nach Lavdovsky. A, Ruhe. B, stärkster Grad der Veränderung bei der Thätigkeit.

Menge Protoplasma, von welcher aus sich äusserst feine Fädchen durch das Innere der Zelle in grossmaschigem Netze fortsetzen. Der bei weitem grösste Teil der Zelle wird von einer hellen Substanz eingenommen, welche die Maschen des Protoplasmanetzes anfüllt und das Absonderungsmaterial darstellt. Nach mässiger Thätigkeit werden die ~~Zellen~~ Kerne rund, zeigen deutliche Kernkörperchen und rücken mehr nach der Mitte der Zellen hin. Die letzteren beginnen sich zu verkleinern, indem die helle Substanz allmählich aus den Zellen verschwindet, und gleichzeitig durch Vermehrung des Protoplasmas sich zu trüben. Veränderungen, welche mit der Dauer der Zeit immer weiter fortschreiten.

Figur 90. Parotis des Kaninchens in frischem Zustande, nach Langley. A. Ruhe. B, nach einer geringen Menge Pilokarpin. C, Reizung des Halssympathicus. D, ebenso, stärkere Wirkung.

Die späteren Untersucher dieses Gegenstandes haben sich wesentlich frischen Materials bedient und dabei allerdings ganz andere mikroskopische Bilder erhalten, welche aber in allem wesentlichen dieselbe Deutung als die von Heidenhain mit seinen Methoden erzielten erlauben.

Bei den Eiweissdrüsen fand Langley (Fig. 90), dass in der ruhenden Drüse die Zellen von einer sehr reichlichen Menge kleiner Körnchen angefüllt

sind, welche die Grenzen der Zellen verdecken. Wenn die Drüse einige Zeit secerniert hat, nehmen die Zellen an Grösse ab, die Körnchen verschwinden allmählich und zwar meistens in der äusseren, der Membrana propria zugewandten Zone, während die innere, den Drüsenhohlräumen zugewandte Zone noch die Körnchen zeigt. Diese Veränderungen treten konstant hervor, gleichviel wie die Drüse zur Absonderung gebracht wird: bei der natürlichen Sekretion, nach Pilokarpininjektion oder durch Nervenreizung.

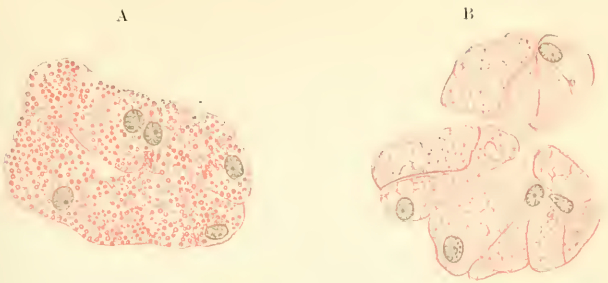
Nach E. Müller handelt es sich hierbei um einen Übergang der stark lichtbrechenden Körnchen in schwächer lichtbrechende, welche letztere als kleine kugelförmige Tröpfchen, Sekretvakuolen, in das Sekret übergehen (Fig. 91). Bei starker Sekretion würden die zuerst erwähnten Körner direkt in Sekretvakuolen übergehen. Wenn sie die Drüsenzelle verlassen, gelangen diese zuerst in die zwischen den Zellen verlaufenden Sekretkapillaren, wo sie aufgelöst werden und von woher das Sekret weiter nach den Ausführungsgängen der Drüse strömt.

Bei frischen Präparaten von den Schleimdrüsen begegnen wir ganz entsprechenden Erscheinungen. Untersucht man eine Zungendrüse von Rana esculenta in 0.6 procentiger Kochsalzlösung, so findet man (Biedermann) in den gehörig ausgedehnten Schleimdrüsen (Fig. 92) fast immer Zellen, welche in ihrem dem Drüsenlumen zugewendeten vorderen Abschnitt reichlich von dunklen, stark lichtbrechenden Körnchen durchsetzt sind. Wenn dasselbe Objekt während lebhafter Sekretion beobachtet wird, so sind die dunklen Körnchen zum grössten Teil verschwunden und bilden nur einen schmalen Saum am Innenrande der Zellen, welche zum Teil helle, vakuolenähnliche Tropfen enthalten.

Aus diesen Beobachtungen geht also hervor, dass sich sowohl in den Eiweiss-, als in den Schleimdrüsen bei Ruhe eine Substanz bildet, welche in den Alkoholkarminpräparaten gelöst oder gequollen ist und in der frischen Drüse in Form von kleinen Körnchen erscheint; diese Substanz wird während der Sekretion von den Drüsenzellen an das Sekret abgegeben, und infolgedessen nimmt die Zelle, besonders nach einer reichlichen Sekretion, an Grösse ab; jetzt ist die Hauptmasse der Zelle in frischem Zustande hell, wird aber in Alkoholkarminpräparaten gefällt.

Sind die spezifischen Sekretbestandteile Derivate des lebendigen Protoplasmas, oder sind sie als Produkte dessen Thätigkeit aufzufassen? Diese Frage kann zur Zeit nicht bestimmt beantwortet werden. Heidenhain stellt sich vor, dass bei den Schleimdrüsen wenigstens die Zellen als ein Ganzes in das Sekret übergehen und dass die sogen. Halbmonde von Gianuzzi Ersatzzellen für die zu Grunde gehenden Schleimzellen wären. Gegen diese Annahme spricht aber die Thatsache, dass bei den secernierenden Drüsen Kernteilungen ausserordentlich selten sind. Dass bei einer sehr lebhaften Sekretion gelegentlich Zellen absterben und durch Teilung erneut werden können, hat mit dem Prozess der Sekretion an und für sich nichts zu thun.

Andere Forscher, Altmann an der Spitze, fassen die Körnchen als morphologische Derivate geformter Grundelemente auf. Ihre Vitalität wäre durch die Art ihrer Abstammung, ihres Wachstums und ihrer Umsetzung bewiesen.



Figur 91. Parotisdrüse der Katze, Sublimatfixierung, nach E. Müller. A, nach 24stündigem Hungern. B, während der Thätigkeit.

Es könnte aber auch der Fall sein, dass die in der ruhenden Drüse befindlichen Körnchen ebensogut Produkte der stoffbildenden Thätigkeit des Protoplasmas darstellen und dass also bei ihrer Bildung keine Zerstörung der lebendigen Substanz stattfinden sollte. Das vorliegende Beobachtungsmaterial genügt aber noch lange nicht, um diese prinzipiell so wichtige Frage endgültig zu beantworten.

d. Die Centren der Absonderungsnerven.

Die nervösen Centren der Speichelnerven liegen im Kopfmark. Nach Durchschneidung des Gehirns im Pons Varolii wird noch eine reflektorische Absonderung von Speichel erhalten. Ebenso tritt durch Einstich ins Kopfmark Speichelsekretion hervor. Einseitige Verletzung am Boden der 4. Hirnkammer, etwas hinter dem Ursprung des Trigeminus, bedingt Sekretion bei den beiden Submaxillardrüsen und der gleichseitigen Parotis. Hierbei treten sowohl die cerebralen als die sympathischen Absonderungsnerven in Thätigkeit.

Figur 92. Teile einer Zungendrüse der Rana esculenta in frischem Zustande, nach Biedermann. A, Ruhe. B, nach dreistündiger Reizung des N. glossopharyngeus.

Die Centren der Speichelsekretion stehen nicht unter dem direkten Einfluss des Willens. Sie werden wie die übrigen vegetativen Centren durch Dyspnoë erregt, auch können sie von der Grosshirnrinde (der motorischen Zone) aus in Wirksamkeit versetzt werden, und in diesem Falle bildet der Speichelfluss, wie manche andere Erscheinungen bei den vegetativen Organen, ein die Muskelkontraktionen begleitendes Symptom.

Die gewöhnlichste Art, wie die Centren der Speichelnerven zur Thätigkeit veranlasst werden, ist reflektorische Einwirkung von der Mundhöhle aus. Die Kaubewegungen bedingen an und für sich nur eine schwache Speichelabsonderung; wenn aber Substanzen, welche die sensiblen Nerven und die Geschmacksnerven der Mundhöhlenschleimhaut reizen, in den Mund kommen, so tritt eine reichliche Absonderung bei allen Speicheldrüsen auf. Diese Absonderung wird nun durch die Kaubewegungen erheblich gesteigert. — Ferner kommt durch die Nerven der Regio olfactoria ein Reflex auf die Speicheldrüsen zu stande.

Auch von anderen centripetalen Nerven, dem Vagus, dem Ischiadicus, ebenso wie vom Magen und von den Därmen aus hat man eine reflektorische Speichelabsonderung hervorrufen können. Diese erscheint aber, nach den Angaben von Buff, nur in dem Falle, wenn zu gleicher Zeit Muskelbewegungen auftreten. Es ist daher nicht unmöglich, dass wir es hier mit einer komplicierteren Erscheinung als einem reinen Reflex zu thun haben, dass z. B. die betreffende Speichelabsonderung durch irgend eine Irradiation von den Centren der reflektorischen Muskelbewegung zu den Speichelcentren bedingt ist, oder auch dass sie in irgend einer Weise unter Mitwirkung der Grosshirnrinde entsteht, dass sie also analog derjenigen Speichelsekretion ist, welche bei Reizung der motorischen Zone erscheint. Wie kompliciert die Sache in der That ist, zeigt auch der Umstand, dass, obgleich die Centren der Speichelnerven dem direkten Einfluss des Willens entzogen sind, dennoch der Anblick einer schmackhaften Speise, ja sogar die Vorstellung von etwas sehr Schmackhaftem eine Speichelsekretion hervorrufen kann.

§ 3. Die Drüsen der Magenschleimhaut.

Unsere näheren Kenntnisse der Absonderungsbedingungen des Magensaftes datieren sich aus der Zeit, als Beaumont seine berühmten Beobachtungen an einem canadensischen Jäger machte, der einen Flintenschuss in den Magen bekommen hatte. Infolge dieses Unglücksfalles behielt der Jäger sein Leben lang im oberen Teil des Bauches eine Öffnung, die mit dem Magen kommunicierte (Magenfistel); durch diese Öffnung konnte Beaumont das Innere des Magens beobachten und sammelte während jahrelanger Beobachtungen (1825—1833) eine grosse Menge wichtiger Erfahrungen über den Verdauungsprozess im Magen und über die Magenbewegungen.

Etwas später lehrten Bassow und Blondlot (1842), wie man an Tieren künstliche Magenfisteln anlegen soll, und seitdem hat man an derartig operierten Tieren sowie an Menschen, bei welchen wegen irgend einer Krankheit diese Operation nötig wurde, eine Fülle von Beobachtungen über die Magensekretion und die Magenverdauung gemacht.

a. Die sekretorischen Nerven der Magenschleimhaut.

Die Erfahrungen über die Magensaftsekretion gingen grösstenteils in der Richtung, dass diese kaum unter dem direkten Einfluss des centralen Nervensystems stand. Allerdings besass man einige Beobachtungen, welche einen derartigen Einfluss andeuteten, sie standen aber ziemlich vereinzelt, und zahlreiche andere Beobachtungen ergaben dem Anscheine nach ganz

unzweifelhaft, dass die von aussen an den Magen herantretenden Nerven keinen nachweisbaren Einfluss direkter Art auf die Absonderung besassen.

Im Jahre 1889 wiesen Pawlow und Schumow-Simanowsky indessen nach, dass der Vagus sekretorische Fasern für die Drüsen der Magenschleimhaut enthält.

Richet hatte an einem Menschen, der an einer impermeablen Oesophagusstriktur litt und dem daher eine Magenfistel angelegt worden war, gefunden, dass Magensaft aus der Fistel hervorquoll, sobald dem Patienten stark schmeckende Speisen zum Kauen gegeben wurden. Es lag sehr nahe, diese Absonderung als eine reflektorische aufzufassen.

Die eben genannten Autoren wollten diese Schlussfolgerung experimentell prüfen. Sie machten daher an Hunden 1) eine gewöhnliche Magenfistel und schnitten dann 2) die Speiseröhre in der Mitte des Halses durch und nähten die beiden Stümpfe in die Wundwinkel ein. Wenn nun das Tier zu fressen bekam und einen Bissen schluckte, so trat er durch die Öffnung der Speiseröhre wieder aus und konnte natürlich nicht in den Magen gelangen (Scheinfütterung). Dessenungeachtet kam jetzt nach einer Latenzdauer von 5—6 Minuten eine reichliche Sekretion von Magensaft zum Vorschein. Dadurch war bewiesen, dass die Magensaftsekretion in der That reflektorisch hervorgerufen werden kann.

Die hierbei beteiligten centrifugalen Nerven sind die Vagi. Wenn diese durchschnitten werden, so verschwindet der Reflex spurlos. Wenn sie gereizt werden, so beginnt aus der Fistel eine klare Flüssigkeit zu rinnen, welche allerdings eine im Vergleich zum normalen Magensaft verminderte Acidität zeigt, aber die Eiweisskörper verdaut.

Indessen ist die Sekretion der Magenschleimhaut nicht allein von dem Vagus abhängig. Finden sich ja in der physiologischen Litteratur ganz zuverlässige Angaben, die da zeigen, dass die Magensaftsekretion nach Durchtrennung der Vagi nicht aufgehoben wird, sondern im Gegenteil in genügendem Umfange stattfindet. Es zeigt sich ausserdem, dass vagotomierte Tiere, welche die Oesophagotomie erlitten haben, obgleich der Reflex von der Mundhöhle aus gänzlich aufgehoben ist, dennoch das in den Magen geführte Futter gut verdauen; in ihrem Harn können keine Produkte einer vermehrten Fäulnis im Darmkanal nachgewiesen werden; im Magen dieser Tiere wird ein wirklicher Magensaft secerniert, welcher etwa ebensoviel Salzsäure aber erheblich weniger Pepsin als der normale Magensaft enthält.

Es giebt also zwei Modi für die Magensaftsekretion, nämlich 1) unter dem Einfluss der sekretorischen Nerven, welche im Vagus verlaufen, und 2) unter Einfluss anderer Einwirkungen.

In Bezug auf den Einfluss der Vagi haben wir in erster Linie zu untersuchen, in welcher Weise der soeben erwähnte Reflex von der Mundhöhle und der obersten Abteilung der Schluckwege ausgelöst wird. Die experimentelle Erörterung dieser Frage hat ergeben, dass weder die Reizung der Geschmacksnerven, noch die Kau- oder Schluckbewegungen an und für sich eine reflektorische Magensaftabsonderung hervorrufen können. Nur wenn das Tier Fresslust zeigt, erzielt man die Absonderung. Es muss also die Vorstellung des Schmackhaften hierbei eine besondere Bedeutung haben, und dass dies der Fall ist, wird durch die Erfahrung einigermassen bestätigt, dass eine Magensaftsekretion eintritt, wenn man einem Hunde ein Stück

Fleisch vorhält, ohne es ihm zu geben[1]). Diese Sekretion ist nicht sehr reichlich, wird aber beträchtlich gesteigert, wenn das Tier wirklich zu fressen bekommt. Aus diesen und anderen ähnlichen Thatsachen scheint also hervorzugehen, dass die Reizung der centripetalen Nerven der Mundhöhle und des Schlundes an und für sich keine Magensaftsekretion bewirkt, aber dann, wenn das Tier Fresslust hat, die dabei auftretende, sonst ziemlich geringe Sekretion beträchtlich in die Höhe treibt, sowie auch die Acidität und die Verdauungskraft des Sekrets steigert.

Wenn durch eine 5 Minuten lang dauernde Scheinfütterung eine Magensaftsekretion einmal eingeleitet wird, so dauert sie 2—3 Stunden und noch länger. Diese langdauernde Sekretion ist centralen Ursprunges: werden nämlich die Vagi durchschnitten, so hört sie fast unmittelbar auf.

Wir gehen jetzt zu der nach Ausschaltung der Vagi auftretenden Magensaftsekretion über.

Man kann durch eine chirurgische Operation den Fundusteil vom übrigen Teil des Magens isolieren und also eine isolierte Fundusfistel herstellen. Bei dieser Operation werden die Äste des Vagus, welche den sekretorischen Reflex vermitteln, durchschnitten, und eine Scheinfütterung ruft an einem solchen Tier keine Sekretion im isolierten Blindsack hervor. Jedoch erscheint, wie man schon lange weiss, im Blindsack eine Sekretion, wenn das Tier zu fressen bekommt (keine Scheinfütterung). Unter diesen Umständen beginnt die Sekretion des Blindsacks etwa 15—30 Minuten nach dem Fressen und dauert mehr oder weniger lange, je nach der Quantität und Qualität des eingeführten Futters, und zwar nach einer mittelstarken Mahlzeit 13—14 Stunden, nach einer sehr starken Mahlzeit 16—20 Stunden. Wird dem Hunde dagegen sehr schwer verdauliche Kost gereicht, z. B. grob zerkleinertes Lig. nuchae, so tritt in dem Blindsacke gar keine Absonderung ein, wird aber hervorgerufen, wenn das Tier nachträglich zu saufen bekommt. Und auch dann dauert die Sekretion nur kurze Zeit, $1^1/_2$ bis höchstens 4 Stunden (Heidenhain).

Diese Sekretion des isolierten Blindsackes kann entweder von irgend welchem reflektorischen Vorgang, wobei indes der Vagus nicht mitbeteiligt ist, oder auch durch die direkt erregenden Wirkungen der resorbierten Verdauungsprodukte auf die Magendrüsen selbst bedingt sein.

Eine bestimmte Entscheidung zwischen diesen beiden Möglichkeiten ist vorläufig nicht zu machen.

Auch durch direkte mechanische Reizung der Magenschleimhaut soll eine, wenn auch sehr unerhebliche, Absonderung von Magensaft hervorgerufen werden können.

Der Magensaft, der im Blindsack abgesondert wird, ist seiner absoluten Menge nach etwa ebenso reichlich, wie derjenige, den man nach Scheinfütterung erhält, selbstverständlich wenn man die verschieden grosse secernierende Oberfläche des ganzen Magens und des Blindsackes in Betracht zieht. Seine Acidität ist auch etwa von derselben Grösse wie die Acidität des durch Scheinfütterung erhaltenen Magensaftes, die Verdauungskraft (Pepsingehalt) aber entschieden geringer.

Die Verdauungskraft dieses Sekretes nimmt während der ersten 1—2 oder 1—7 Stunden ab, um dann wieder anzusteigen, und erreicht ihr Maximum während der 5. oder nach anderen Angaben erst während der 8. Stunde.

In der letzten Zeit hat man den Blindsack in der Weise herstellen können dass die Vagusäste unversehrt geblieben sind, und an derartig operierten Tieren dann wichtige Erfahrungen gemacht.

---

[1]) Es ist möglich, dass die bei nüchternen Menschen und Tieren nicht selten beobachtete Magensaftsekretion ihre Erscheinung einer ähnlichen psychischen Vorstellung verdankt.

In erster Linie interessieren uns hier Beobachtungen über die Sekretion des Blindsackes, wenn verschiedene Substanzen in den Magen eingebracht worden sind. Dabei wurde der Einfluss der reflektorischen Vagusreizung von der Mundhöhle u. s. w. aus durch die Anwendung der Schlundsonde ausgeschlossen. Die Ergebnisse sind folgende: Wasser, 0.1—0.5 Proc. HCl-Lösungen, 0.01—1 Proc. Sodalösungen üben in Mengen von 100—150 kbcm nur einen sehr geringen Einfluss auf die Sekretion des isolierten Blindsackes aus. In Mengen von 500 ccm rufen Wasser, 0.5procentige Sodalösung, 10procentige Rohrzucker- oder Stärkelösung sowie Hühnereiweiss eine etwas stärkere Sekretion hervor. Diese fängt in der Mehrzahl der Fälle nach 13—29 Minuten an und dauert etwa 60—135 Minuten. Da nun destilliertes Wasser eine eben so starke Sekretion als die erwähnten Lösungen hervorruft, liegt die Annahme nahe, dass diese gerade durch das Wasser ihre Wirkung ausüben.

Ganz anders lauten die Resultate, wenn Pepton mittelst der Schlundsonde in den Magen eingeführt wird. Dann fängt nach etwa 13 Minuten im Mittel eine reichliche Sekretion an, welche etwa 3 Stunden lang dauert.

Weder Hühnereiweiss noch Albumosen haben eine derartige Wirkung. Es scheint also, dass das Pepton ein spezifisches Reizmittel für den Magen darstellt. Ja, noch mehr. Es giebt Erfahrungen, die da zeigen, dass, wenn die Sekretion einmal durch das Pepton eingeleitet ist, dieselbe jetzt noch erheblich gesteigert wird, wenn das an und für sich so wenig aktive Hühnereiweiss in den Magen gebracht wird. — Wenn die Magensekretion durch Wasser oder durch den Anblick vom Futter einmal eingeleitet worden ist, wird sie durch das eingeführte Futter gesteigert.

Aus diesen Beobachtungen können wir uns also vorläufig die folgende Vorstellung von den Sekretionsbedingungen des Magens bilden. Die Magensaftsekretion wird durch einen komplicierten reflektorischen Vorgang eingeleitet, der beim Anblick des Futters und seiner Passage durch die Mundhöhle und den Schlund ausgelöst und durch den Vagus vermittelt wird. An und für sich dauert diese Absonderung ziemlich lange; sie wird in die Höhe getrieben durch die Reizung, welche das genossene Wasser sowie vor allem das im Magen gebildete Pepton auf die Schleimhaut ausüben. Inwiefern diese Wirkung des Peptons sich auf die peripheren Nervenendigungen erstreckt und reflektorisch (unter Vermittlung sympathischer Nerven?) auf die Drüsen übertragen wird, oder ob das Pepton die Drüsen der Schleimhaut direkt reizt, muss noch als unentschieden betrachtet werden, obgleich gewisse Umstände für die Richtigkeit der ersten Möglichkeit zu sprechen scheinen.

Über die Sekretion des Magensaftes liegen unter anderem noch folgende Erfahrungen vor. Bei allen bis jetzt geprüften Nahrungsmitteln tritt im isolierten Blindsack die Sekretion etwa zu derselben Zeit auf. Sie erreicht ihr Maximum während der ersten oder der zweiten Stunde; nur bei der Milch erscheint das Maximum während der dritten Stunde. Nach einmal erreichtem Maximum sinkt die Sekretion wieder herab, wird allmählich immer geringer und hört endlich auf. Die absolute Menge des Magensaftes ist bei einem und demselben Nahrungsmittel um so grösser, je grösser die in den Magen hineingeführte Menge desselben ist. Bei gleichen Mengen von verschiedenen Nahrungsmitteln ist die Menge des abgesonderten Magensaftes verschieden, und zwar ist sie beim Fleisch grösser als beim Brot und bei diesem grösser als bei der Milch. Auch hinsichtlich seiner Acidität und seiner Digestionskraft zeigt der Magensaft bei verschiedenen Nahrungsmitteln Verschiedenheiten, auf welche wir aber hier nicht eingehen können.

b. Die Drüsen der Magenschleimhaut.

Die Schleimhaut des Magens zeigt im Fundus und im Pylorusteil beträchtliche Verschiedenheiten. Der Pylorusteil ist blass, weisslich, bildet wenig zahlreiche, hohe Falten, welche sich nur spärlich mit einander verbinden. Die übrige Schleimhaut hat eine rotgelbe oder rotgraue Farbe, besitzt zahlreiche, zu einem unregelmässigen Netzwerk verbundene Falten und ausserdem noch feinere, netzförmig angeordnete sekundäre Falten. In den von den Falten gebildeten Einsenkungen der Schleimhaut öffnen sich die Magendrüsen, deren Epithelzellen von dem Epithel fortgesetzt werden, welches die freie Oberfläche der Schleimhaut bekleidet.

Dieses Oberflächenepithel sondert den Magenschleim ab und verhält sich dabei wahrscheinlich in etwa derselben Weise wie die entsprechenden schleimbildenden Zellen der Speicheldrüsen.

Der Magenschleim wird bei nüchternem Zustande in geringer Menge, nach dem Essen reichlicher abgesondert, und zwar ist die Schleimabsonderung bei den Fleischfressern geringer als bei den Pflanzenfressern.

Die Drüsen der Magenschleimhaut sind schlauchförmig und gehören zwei verschiedenen Typen an, indem sie entweder aus Zellen einer einzigen Gattung oder aus zweierlei Zellen gebaut sind. Die räumliche Verteilung der beiden Drüsenarten in der Magenschleimhaut bietet bei verschiedenen Säugetieren gewisse Verschiedenheiten dar. Beim Hund und Menschen kommen die aus nur einer Gattung von Zellen gebildeten Drüsen in dem Pylorusteil, und die Drüsen mit zweierlei Zellen im Fundusteil des Magens vor; auf Grund dessen werden jene Pylorusdrüsen, diese Fundusdrüsen genannt. Die Grenze zwischen diesen beiden Abteilungen der Magenschleimhaut ist jedoch keine scharfe.

Die secernierenden Elemente der Pylorusdrüsen sind cylindrische Zellen, welche in einfacher Lage auf der Membrana propria der Drüsen sitzen. Die Fundusdrüsen enthalten ähnliche cylindrische Zellen, welche ganz wie bei den Pylorusdrüsen die Drüse in einer ununterbrochenen Lage bekleiden. Diese von Rollett und Heidenhain entdeckten Zellen heissen Hauptzellen oder adelomorphe Zellen. Diesen Zellen aussen aufgelagert kommen andere Zellen, Belegzellen oder delomorphe Zellen, vor. Diese liegen zwischen den Hauptzellen und der Membrana propria, bilden aber keine zusammenhängende Lage. Im Gegenteil treten zwischen ihnen Lücken sowohl in der Richtung der Längsaxe der Schläuche, als in der Richtung des Umfanges derselben auf. In dem oberen Teile des Drüsenkörpers schliessen sich diese Zellen durch Verkleinerung der Lücken in der Querrichtung mehr und mehr aneinander, bis sie in dem obersten Teil der Drüse eine scheinbar ununterbrochene Lage bilden. Ganz wie bei den Speicheldrüsen senken sich zwischen die Drüsenzellen feine Sekretkapillaren ein. Die zu den Belegzellen gehörigen umfassen diese korbartig und sind durch wohl ausgebildete Quergänge mit dem Hauptausführungsgange verbunden.

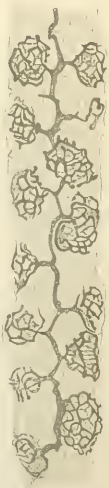
Dass das Pepsin in den Fundusdrüsen gebildet wird, weiss man schon lange (Wassmann, 1839).

Wenn man kleine Stückchen der Fundusschleimhaut mit verdünnter Salzsäure in der Wärme digeriert, so lösen sich diese mit Hinterlassung nur geringer Flöckchen auf. Wird gekochtes Eiweiss bei 35—40° C. mit angesäuertem Wasser digeriert, dem ein Stückchen der Fundusschleimhaut zugesetzt wird, so löst es sich in 1—$1^1/_2$ Stunden.

Da man nun ferner beobachtete, dass die Pylorusschleimhaut bei gleicher Behandlung viel länger der Digestion widerstand, und da die cylindrischen Hauptzellen der Fundusdrüsen noch nicht entdeckt worden waren, stellte man sich vor, dass die Funduszellen die einzige Stätte der Pepsinbildung waren und dass die Pylorusdrüsen wie das Oberflächenepithel allein Magenschleim bildeten.

Dies ist jedoch entschieden unrichtig, denn man hat nachgewiesen, dass auch in den Pylorusdrüsen Pepsin abgesondert wird.

Wenn man einfach ein Extrakt von der Pylorusschleimhaut macht und darin Pepsin nachweisen kann, so bedeutet dies ja nicht viel, denn es kann ja der Fall sein, dass dieses Pepsin dem Magensaft entstammt und in die Pylorusschleimhaut imbibiert worden ist. Die Sache gestaltet sich aber anders, wenn wir erfahren, dass die Pylorusschleimhaut, auch wenn sie 48 Stunden lang unter dem Strahle der Wasserleitung ausgewaschen wird, nicht von ihrem Pepsin vollständig befreit wird. Mehrere andere Beobachtungen zeigen dasselbe, und zur vollen Evidenz wird dies durch folgenden Versuch nachgewiesen. Man kann durch eine Operation den Pylorus von dem übrigen Magen in derselben Weise isolieren, wie schon betreffs des Fundusteiles erwähnt worden ist, und also eine isolierte Pylorusfistel herstellen (Klemensiewicz, Heidenhain, Åkerman). Die Tiere genesen und zeigen keinerlei Störungen in ihrem Befinden. Aus dem Pylorusblindsack erhält man nun eine Flüssigkeit, die immer Pepsin enthält, auch wenn sie Wochen und Monate nach der Operation aufgesammelt wird. Hier kann ja von einer Imbibition von Magensaft aus dem Fundus keine Rede sein.



Figur 93. Sekretkapillaren, welche korbartig die Belegzellen umfassen. Nach E. Müller.

Da die Fundusdrüsen aus zweierlei Zellen zusammengesetzt sind, stellt sich noch die Frage auf, ob das Pepsin in den Hauptzellen oder in den Belegzellen oder in allen beiden gebildet wird.

Dass die Hauptzellen Pepsinbildner sind, geht aus mehreren Thatsachen hervor.

Wenn man unter dem Mikroskope frisch isolierte Fundusdrüsen in einem Tröpfchen verdünnter Salzsäure erwärmt, so sieht man die Hauptzellen schnell zerfallen, während die Belegzellen nur aufquellen und durchsichtiger werden. — An Schafembryonen hat man beobachtet, dass bei der Entwicklung zuerst nur Belegzellen und erst viel später Hauptzellen auftreten. Die Pepsinbildung in der Schleimhaut ist erst um die Zeit nachweisbar, wo die letzteren Zellen erscheinen. — Wenn man verschiedene Teile der Magenschleimhaut extrahiert, so findet man, dass die Pepsinmenge keine Abhängigkeit von dem Reichtum des betreffenden Teiles an Belegzellen darbietet, dagegen in gerader Proportion mit der Zahl der Hauptzellen variiert.

Inwiefern die Belegzellen an der Pepsinbildung teilnehmen, muss noch als eine offene Frage bezeichnet werden. Bei verschiedenen niedrigen Wirbeltieren, deren Magendrüsen nur Zellen einer einzigen Art besitzen, hat man beobachtet, dass dieselben sowohl Pepsin als Salzsäure bilden. Aus dieser Erfahrung können wir jedoch keinen sicheren Schluss bezüglich der mehr differenzierten Drüsen der höheren Wirbeltiere ziehen.

Auf gleiche Gewichtsmengen erzeugt die Pylorusschleimhaut viel weniger Pepsin als diejenige des Fundus — was übrigens selbstverständlich

ist, wenn wir bedenken, dass die Fundusdrüsen viel dichter stehen als die Pylorusdrüsen, sowie dass die Länge der ersteren bedeutend grösser ist als die der letzteren: auf 1 Gewichtsteil Schleimhaut kommen im Pylorusteil $^1/_4$ Gewichtsteil, im Fundusteil wenigstens $^7/_8$ Drüsen.

Das Labenzym erscheint im Magensaft während der verschiedenen Verdauungsstadien durchaus parallel mit dessen Gehalt an Pepsin. Daraus und aus anderen Erfahrungen scheint es erlaubt zu schliessen, dass dasselbe in den Pylorusdrüsen sowie in den Hauptzellen der Fundusdrüsen gebildet wird. Ob es auch in den Belegzellen entsteht oder nicht, ist vorläufig noch nicht entschieden.

Bezüglich des Ortes der Salzsäurebildung gehen die Ansichten noch weit auseinander. Während einige annehmen, dass die Salzsäure in allen Drüsenzellen des Magens gebildet wird, stellen andere sich vor, dass sie nur in den Fundusdrüsen und zwar in den Belegzellen derselben entsteht.

In der That scheint es ziemlich sicher nachgewiesen zu sein, dass die Pylorusdrüsen keine Salzsäure bilden, denn beim Sekret des isolierten Pylorusblindsackes findet man ausnahmslos eine alkalische Reaktion, und, was wichtig genug ist, die Schleimhaut des Blindsackes zeigt dabei eine durchaus normale Beschaffenheit. — Ferner wird angegeben, dass die freie Oberfläche der Magenschleimhaut nur an den Stellen, wo sich Drüsen mit zweierlei Zellenarten finden, sauer reagiert; an den übrigen Stellen reagiert die Magenschleimhaut alkalisch.

Unter Berücksichtigung aller vorliegenden hierher gehörigen Erfahrungen ist Heidenhain zu dem Resultat gekommen, dass die Salzsäure in den Belegzellen der Fundusdrüsen gebildet wird. Es muss aber zugegeben werden, dass er zu diesem Ergebnis wesentlich auf dem Wege der Ausschliessung gekommen ist.

Bedeutungsvoll für diese Frage wäre der Nachweis einer sauren Reaktion innerhalb der betreffenden Zellen. Dieser Nachweis ist oft versucht worden, aber in den meisten Fällen gescheitert. Freilich liegen Angaben vor, nach welchen sämtliche Drüsenzellen eine saure Reaktion besitzen; diese Angaben sind aber nicht unbestritten geblieben, und auch wenn man mit vollständiger Sicherheit in allen Zellen der Fundusdrüsen eine saure Reaktion nachweisen könnte, so würde man daraus nicht schliessen dürfen, dass die Säure in den beiden Zellenarten entsteht, denn es könnte sehr wohl der Fall sein, dass die Säure in den Belegzellen gebildet wird und aus denselben in die Hauptzellen hineindringt. Es kommt aber eine bis jetzt vereinzelte Angabe vor, laut welcher in der That nur die Belegzellen sauer reagieren sollten. Bei Behandlung der Schleimhaut mit Silbernitrat hat man beobachtet, dass nur diese Zellen sich schwarz färben. Andere Drüsenzellen, welche kein saures Sekret liefern, werden von dieser Reagenz nicht geschwärzt (Miss Greenwood). Wenn sich diese Beobachtungen bestätigen, so liegt darin in der That ein sehr bemerkenswerter positiver Beweis für die Entstehung der Salzsäure in den Belegzellen.

Infolge der Sekretion erleiden die Zellen der Magendrüsen morphologische Veränderungen, welche Heidenhain nach Alkoholpräparaten in folgender Weise beschreibt.

Hungerzustand. Die Hauptzellen des Fundus erscheinen leer und gross, die Belegzellen klein. Im Pylorus sind nach längerer Leere des Magens die Zellen leer und von mittlerer Grösse; ist der Magen erst einige Stunden leer, so sind sie noch mässig getrübt. Während der ersten sechs Verdauungsstunden nach Aufnahme reichlicher Mahlzeit: Hauptzellen gross, in der Regel grösser als im Hungerzustande, dabei

mässig getrübt. Belegzellen vergrössert. Pyloruszellen noch nicht verändert. Sechste bis neunte Verdauungsstunde: Die Hauptzellen verkleinern sich mehr und mehr und trüben sich dabei immer stärker, während die Belegzellen gross und geschwellt bleiben oder es in noch höherem Masse werden. Dieser Zustand dauert bis zur dreizehnten bis fünfzehnten Stunde. Die Zellen der Pylorusdrüsen vergrössern sich, sind hell oder doch nur sehr schwach körnig; Kerne von unregelmässiger Form, nahe dem Aussenende der Zellen. Fünfzehnte bis zwanzigste Stunde: die Hauptzellen vergrössern sich allmählich wieder, hellen sich auf, die Belegzellen schwellen ab, die Drüsen kehren also zu dem Aussehen des Hungerzustandes zurück. Die Drüsenzellen des Pylorus schrumpfen mehr und mehr, trüben sich, ihr Kern wird rund, scharf konturiert, zeigt ein deutliches Kernkörperchen und rückt mehr in die Mitte der Zellen.

Langley hat die Veränderungen an frischen Präparaten untersucht. Beim Hungern sind die Hauptzellen stark körnig; während der Verdauung dagegen heller; die äussere Zone (etwa $^1/_3$—$^1/_2$ der ganzen Zelle) zeigt gar keine Granulation, sondern die Körnchen kommen nur in der inneren Zone der Zelle vor. Extrakte aus verschiedenen Teilen der Schleimhaut enthalten um so mehr Pepsin, je reicher an Granulationen die Drüsen der betreffenden Particen sind.

Wir finden also bei den Zellen der Magendrüsen dieselben Verhältnisse wie bei den Speicheldrüsen wieder. In den Hauptzellen wird im Hunger eine Substanz abgelagert, welche an frischen Präparaten in Form kleiner Körnchen erscheint und bei der Sekretion der Drüsen allmählich verbraucht wird. Zu gleicher Zeit findet aber auch eine Neubildung dieser Substanz statt, wie daraus hervorgeht, dass, trotz der Absonderung, der Pepsingehalt der Schleimhaut etwa nach der neunten Stunde der Verdauung wieder zunimmt.

c. Warum digeriert sich der Magen nicht selbst?

Zur Erklärung dieser Erscheinung hat man mehrere Hypothesen aufgestellt. Nach diesen sollte der Magenschleim die Schleimhaut wie eine Art von Firnis vor der Einwirkung des Magensaftes schützen, oder das Epithel der Schleimhaut in irgend einer Weise die unterliegenden Teile bewahren, oder der Magensaft durch die Alkalescenz des Blutes neutralisiert werden, oder die Schleimhaut von der zerstörenden Wirkung des Magensaftes mittelst dessen Resorption befreit werden. Gegen diese sämtlichen Hypothesen und die denselben zu Grunde liegenden experimentellen Thatsachen kann indes vielerlei geltend gemacht werden, und es scheint vorläufig, als ob die Thatsache, dass die Magenschleimhaut von dem Magensaft ebenso wenig als die Schleimhaut des Darmes von dem Pankreassekret angegriffen wird, vor allem davon bedingt ist, dass die eiweisslösenden Enzyme keine Wirkung auf die lebende Zelle des eigenen Körpers ausüben können. Dies wird unter anderem dadurch bewiesen, dass die subkutane Einspritzung von Pankreassekret, bei Ausschluss von pathogenen Mikroorganismen, gar keine Wirkung auf den Körper ausübt.

§ 4. Die Bauchspeicheldrüse.

Um die Absonderung des Pankreas zu untersuchen benutzt man Fisteln, indem man eine Kanüle in dem Duct. Wirsungianus befestigt oder den eröffneten Gang an die Bauchwand einheilt oder endlich das Darmstück, in welches der Pankreasgang einmündet, aus der Kontinuität des Darmes ausschaltet und dasselbe vor die Bauchwand vorlagert.

a. Die Nerven der Bauchspeicheldrüse.

Dass die Absonderung des Pankreas zu einem gewissen Grade wenigstens unter dem Einfluss des Nervensystems steht, wird schon durch die von Heidenhain ermittelte Thatsache, dass sie durch elektrische Reizung des Kopfmarkes hervorgerufen oder, wenn sie bereits besteht, beschleunigt werden kann, sehr wahrscheinlich gemacht. Später ist es, wie schon bemerkt, Pawlow gelungen, beim Hunde die sekretorischen Nerven für die Bauchspeicheldrüse zur vollen Evidenz nachzuweisen.

Diese Nerven verlaufen im Vagus. Wenn man unter Berücksichtigung gewisser Massregeln, welche notwendig sind, um den hemmenden Einfluss verschiedener sensibler Reizungen auszuschliessen, den Vagus reizt, so tritt eine mehr oder weniger lebhafte Absonderung von Bauchspeichel zum Vorschein. Dass die früheren Versuche in derselben Richtung erfolglos geblieben waren, ist von der überaus grossen Empfindlichkeit der Drüse für allerlei schädliche Einflüsse, vor allem Störungen der Blutzufuhr, bedingt.

Der Vagus stellt aber nicht den einzigen Weg der sekretorischen Fasern für den Pankreas dar, denn auch der Splanchnicus enthält, wie Kudrewetzky nachgewiesen hat, derartige Fasern. Nur ist die sekretorische Fähigkeit dieses Nerven im Vergleich zu der des Vagus in bedeutend geringerem Grade entwickelt.

Mett und Kudrewetzky haben den Einfluss der Nervenreizung auf die Zusammensetzung des Pankreassekretes näher untersucht. Als Mass der Trypsinmenge benutzte Mett die folgende Methode. Er saugt flüssiges frisches Eiereiweiss in eine enge Glasröhre, taucht diese Röhre 1 Minute lang in Wasser von 95° C. und lässt sie langsam abkühlen. Hierauf zerfeilt er die Röhre in Einzelstücke. Diese Bruchstücke der Röhre werden in den zu prüfenden Saft hineingethan und seine Leistungsfähigkeit an der während einer bestimmten Zeit erfolgten Längenabnahme des Eiweisscylinders gemessen. — Die diastatische Wirkung wird durch Bestimmung des im Verlaufe einer bestimmten Zeit aus reinem Stärkekleister gebildeten Zuckers, und die fettspaltende Wirkung durch Bestimmung der während einer gewissen Zeit aus einer bestimmten Menge eines neutralen Fettes freigemachten Fettsäuren erhalten.

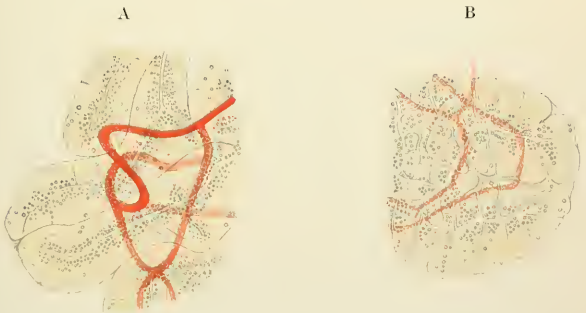
Bei der Nervenreizung stellte es sich nun heraus, dass dieselbe im allgemeinen die Enzymabsonderung steigert; dass der Alkaligehalt überall fast vollständig regelmässig in einem umgekehrten Verhältnis zur tryptischen Eigenschaft des Saftes steht; dass kein einziges Enzym hinsichtlich seiner Menge sich in eine konstante Abhängigkeit von der Absonderungsgeschwindigkeit bringen lässt; dass das diastatische Enzym immer eine und dieselbe Richtung mit dem Gang des Trockenrückstandes einhält, während dagegen das Trypsin viele Abweichungen in dieser Richtung aufweist, obwohl im allgemeinen ein Parallelismus nicht zu verkennen ist.

Die Absonderung des Pankreas scheint bei den Pflanzenfressern kontinuierlich, bei den Fleischfressern intermittierend zu erfolgen. Beim Hund beginnt die Absonderung einige Minuten nach dem Fressen; es scheint also, dass vom Magen aus irgend welcher reflektorische Einfluss auf die Pankreasnerven ausgeübt wird. Nähere Untersuchungen haben diese Schlussfolgerung nur bestätigt und zu gleicher Zeit als sehr wahrscheinlich dargethan, dass die Reizung der hier in Frage kommenden centripetalen Nerven

von der Säure des Magensaftes ausgeübt wird. Es zeigt sich nämlich, dass einerseits jede Einführung von Säure im Magen — gleichgültig welche Säure angewendet wird — innerhalb kurzer Zeit eine reichliche Sekretion von Pankreassaft bedingt, und andererseits, dass neutrale oder alkalische Substanzen, die in den Magen hineingeführt werden, nur sehr unerheblich auf die Pankreasabsonderung einwirken.

Denselben Einfluss übt auch der Magensaft selbst aus, und bei einer reichlichen Absonderung von Magensaft geht die Pankreassekretion ganz wie bei der Einführung von Säuren beträchtlich in die Höhe.

Da wir nun wissen, dass die mit Umgehen der Mundhöhle stattfindende Einführung von Futter in den Magen anfangs nur eine sehr geringe Absonderung von Magensaft hervorruft, während auf der anderen Seite bei der natürlichen Aufnahme von Futter, auch wenn dabei nur eine Scheinfütterung nach Pawlow stattfindet, eine sehr reichliche Magensaftsekretion zum Vorschein kommt, können wir, wenn die obigen Schlussfolgerungen



Figur 94. Der Pankreas (Kaninchen), am lebenden Tiere beobachtet, nach Kühne und Lea. A, Ruhe; B, Sekretion.

richtig sind, in jenem Falle eine geringe, in diesem aber eine reichliche Absonderung von Bauchspeichel erwarten. Dies wird auch durch den direkten Versuch bestätigt.

Endlich wird der Einfluss der Säure an und für sich in einer schönen Weise dadurch demonstriert, dass eine durch die Magensaftsekretion hervorgerufene Absonderung des Pankreas sehr erheblich abnimmt, wenn man den Magensaft durch Einführung von alkalischen Flüssigkeiten in den Magen neutralisiert.

Dagegen haben wir keinen Grund anzunehmen, dass die „psychische Erregung", welche bei der Sekretion des Speichels und des Magensaftes eine so bedeutende Rolle spielt, bei der Pankreassekretion in irgend welcher Weise direkt mitbeteiligt wäre.

Denselben Einfluss wie die Säuren üben auch Neutralfette aus, wenn sie in den Magen hineingeführt werden.

Inwiefern die betreffende durch die Säure oder das Fett hervorgerufene Reizung centripetaler Nerven im Magen oder im Duodenum stattfindet, ist noch nicht entschieden.

Wie die Pankreassekretion nach einer Mahlzeit verläuft, darüber sind unsere Kenntnisse zur Zeit noch ziemlich mangelhaft. Nach Heidenhain steigt sie langsamer oder schneller zu einem Maximum, welches innerhalb der ersten drei Stunden erreicht wird. Darauf erfolgt ein Sinken bis zur 5.—7. Stunde und nochmaliges Ansteigen bis zur 9.—11. Stunde. Das in diese Zeit fallende zweite Maximum erreicht an Höhe niemals das in den ersten Verdauungsstunden zu beobachtende erste Maximum. Schliesslich

sinkt die Absonderung in den letzten Verdauungsstunden langsam. — Auch Kowschensky beobachtete mehrere Maxima, und zwar in der 1., 5., 9., 13., 17. und 21. Stunde. Sogar nach 32stündigem Fasten stockte die Pankreassekretion nicht vollständig.

Nach Wassiliew scheint die Beschaffenheit des Futters auf den Enzymgehalt direkt einwirken zu können, indem Fleischdiät die verdauende Kraft des Sekretes in Bezug auf das Eiweiss erhöht und in Bezug auf die Kohlehydrate herabsetzt; eine aus Brot und Milch bestehende Diät übt den umgekehrten Einfluss aus.

b. Die morphologischen Veränderungen im Pankreas.

Wie sich die Zellen der Bauchspeicheldrüse bei der Absonderung verändern, haben Kühne und Lea am lebenden Kaninchen direkt beobachtet (Fig. 94). Wenn die Sekretion beginnt, tritt an den Zellen eine Formveränderung auf, die sich in einer auffälligen Gestaltveränderung der Schläuche ausdrückt. Während letztere im unthätigen Zustand nach aussen hin glattrandig erscheinen, werden an ihnen während der Thätigkeit konvexe Auswölbungen sichtbar, welche den einzelnen angelagerten Zellen entsprechen. Während ferner die ruhenden Zellen ein optisches Kontinuum innerhalb des Schlauches bilden, zeichnen sich die thätigen gegeneinander durch scharfe, meist doppelte Grenzlinien ab. Ebenso prägt sich während der Thätigkeit in der Aussenzone die von der Basis nach innen ziehende Streifung deutlicher aus. Die Körnchen der Innenzone rücken in den Zellen allmählich von der Gegend des Kernes nach dem Lumen hin, werden kleiner, matter und verschwinden endlich vollständig.

§ 5. Die Leber und die Gallenabsonderung.

Die Galle wird in der Leber ununterbrochen gebildet, sammelt sich aber, wenn keine Verdauung stattfindet, in der Gallenblase, aus welcher sie während der Verdauung in den Darm hineinströmt.

Um die Gallenabsonderung zu untersuchen, legt man seit Schwann (1844) Fisteln an der Gallenblase an. Dabei kann man entweder den Ductus choledochus binden und also die Galle von dem Darm vollständig ausschliessen, oder ihn auch offen lassen, wobei die Galle wie gewöhnlich in den Darm fliesst und nur, wenn die Fistel geöffnet wird, nach aussen strömt (amphibole Gallenfisteln).

a. Die allgemeinen Erscheinungen der Gallenabsonderung.

Die Gallenabsonderung unterscheidet sich von den bis jetzt studierten Absonderungen vor allem dadurch, dass sie ununterbrochen stattfindet, sowie dass es bis jetzt, trotz vielerlei Versuchen, nicht gelungen ist, sekretorische Nerven für die Leber zu finden.

In dieser Hinsicht herrscht zwischen der Galle und dem Harn eine vollständige Übereinstimmung, und man könnte sich denken, dass diese beiden Absonderungsprozesse in der That keine Mitwirkung sekretorischer Nerven nötig hätten, da ja dieselben ununterbrochen stattfinden und zum Teil wenigstens wirkliche Exkretionsprodukte aus dem Körper entfernen. Betreffs der Niere wissen wir ja, dass der Gehalt des Blutes an gewissen

harntreibenden Substanzen die Harnaussonderung ganz ohne die Mitbeteiligung des Nervensystems in die Höhe treibt, was ja entschieden dafür spricht, dass dieselbe wesentlich unabhängig von centrifugalen sekretorischen Nerven vor sich geht. Es ist nicht unmöglich, dass dasselbe auch mit der Leber der Fall ist und dass hier wie vielleicht bei den Nieren die Regulation der Absonderung durch einen vasomotorischen Einfluss erfolgt. Indessen ist durch diese Überlegung die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass sowohl die Gallenabsonderung als die Harnsekretion von sekretorischen Nerven beeinflusst werden; die Erfahrungen bezüglich der sekretorischen Nerven des Magens und des Pankreas zeigen ja, wie der Erfolg der Reizung sekretorischer Nerven von verschiedenen Einflüssen ganz maskiert werden kann.

Die Absonderung der Galle, obgleich sie ununterbrochen stattfindet, zeigt indes gewisse Variationen, welche zur Zeit noch nicht genügend aufgeklärt sind. Ja sogar die thatsächlichen Angaben zeigen in vielen Punkten eine wenig erfreuliche Übereinstimmung. So viel geht jedoch aus den vorliegenden Beobachtungen hervor, dass die Nahrung in dieser Hinsicht einen bedeutenden Einfluss ausübt. Die Menge der abgesonderten Galle ist beim Hunger am geringsten und nimmt im Verlauf des Hungers stets ab. — Die von der Nahrung bewirkte Zunahme der Gallenabsonderung ist vor allem von der Art derselben abhängig. Wenigstens Fleisch bewirkt eine beträchtliche Steigerung, Kohlehydrate dagegen treiben die Gallenabsonderung wenig oder gar nicht in die Höhe.

Auch im Hunger zeigt die Gallenabsonderung Variationen von Stunde zu Stunde. Nach Zufuhr von Fleisch tritt die schon erwähnte Steigerung nicht immer sogleich ein, sondern es dauert in der Regel etwa eine Stunde, bevor sie anfängt. Wann das Maximum erreicht wird, darüber gehen die Angaben sehr auseinander. Nach einigen würden sich zwei Maxima, das eine um die 3.—5. Stunde, das andere um die 13.—15. Stunde, vorfinden, nach anderen erscheinen die Maxima zu anderen Zeiten und zeigen eine gewisse Abhängigkeit von der Zusammensetzung des Futters. Eine nähere Darstellung der hier obwaltenden sehr komplicierten Verhältnisse würde einen zu grossen Raum beanspruchen, und wir müssen daher darauf verzichten.

Für die theoretische Auffassung der Sekretionsbedingungen der Galle ist die schon erwähnte lange Latenzdauer, welche die Zunahme der Gallenabsonderung nach Zufuhr von Nahrung zeigt, von sehr grosser Bedeutung. Diese Thatsache spricht, wie es scheint, entschieden für die Auffassung, dass die betreffende Zunahme durch irgend welche Wirkung von Substanzen, welche aus dem Verdauungskanal resorbiert worden sind, hervorgerufen wird, dass also diese Stoffe in irgend einer Weise direkt auf die Leber einwirken. Ob auch die zuweilen beobachtete, kurz nach der Fütterung eintretende Steigerung der Gallenabsonderung von diesem Gesichtspunkte aus erklärt werden kann, oder ob sie von einem reflektorischen Einfluss auf die Gefäss- oder Sekretionsnerven bedingt ist, muss vorläufig als eine offene Frage bezeichnet werden.

Der Einfluss der direkten Reizung der Leber durch gallentreibende Substanzen wird ferner durch folgende Thatsache illustriert, auf welche Schiff zuerst die Aufmerksamkeit gelenkt hat. Wenn man bei Hunden, an welchen sowohl eine Gallen- als eine Dünndarmfistel angelegt ist, die aus der ersteren erhaltene Galle oder auch Rindsgalle in den Darm einspritzt, so bekommt man eine beträchtliche Zunahme der aus der Gallenfistel ausfliessenden Gallenmenge. „Schiff erklärte die Sache in der Weise, dass die eingespritzte Galle aus dem Darm resorbiert wurde, wieder

nach der Leber kam, um dort aufs neue abgesondert zu werden. Einen direkten Beweis für die Richtigkeit dieser Auffassung findet man darin, dass Schafsgalle, wenn sie in eine Mesenterialvene am Hunde, mit gebundenen Leberarterien, eingespritzt wird, in die Galle des Hundes abgesondert wird, was durch den spektroskopischen Nachweis von dem nur in der Schafsgalle vorkommenden Cholohämatin in der Hundegalle dargethan wird. Dabei steigt gleichzeitig auch die absolute Menge der abgesonderten Galle. Die gallentreibende Wirkung der Gallenbestandteile geht ausserdem noch daraus hervor, dass Galle oder gallensaure Salze, per os eingenommen, eine vermehrte Gallensekretion bewirken.

Gleichzeitig damit, dass infolge von Nahrungsaufnahme bestimmter Art die Gallensekretion zunimmt, steigt in der Regel auch der Procentgehalt der festen Bestandteile. Näheres hierüber verdanken wir Spiro und Voit.

Spiro fand, dass der procentige Gehalt an Schwefel und Stickstoff bei der trockenen Hundegalle ausser aller Beziehung zu der Art und Menge der Nahrung steht. Der procentige Gehalt an Schwefel war im grossen und ganzen merkwürdig konstant und schwankte in der Mehrzahl der Fälle zwischen 2,82 und 3,10 Proc. der trockenen Galle. Dagegen zeigte der procentige N-Gehalt viel grössere Variationen.

Was die absolute Menge des in der Galle abgesonderten Schwefels und Stickstoffs betrifft, so zeigen die Versuche, dass bei zunehmender Zufuhr von Schwefel und Stickstoff in der Nahrung (Eiweiss) auch die Menge des Gallenschwefels bezw. -Stickstoffs zunimmt, allerdings nicht proportional der Zufuhr, sondern viel langsamer. Da nun der Schwefel in der Galle so gut wie ausschliesslich der Taurocholsäure angehört, so folgt hieraus, dass der chemische Prozess, welchem diese Säure ihre Entstehung verdankt, sich einen hohen Grad von Unabhängigkeit denjenigen gegenüber bewahrt, welche zur Bildung von schwefelhaltigen Produkten führen, die ihren Ausweg durch die Nieren finden.

Betreffend den Trockenrückstand der abgesonderten Galle ergeben die Beobachtungen von Voit folgendes. Beim Hunger sinkt die Menge der trockenen Galle allmählich; infolge der Wasseraufnahme nimmt dieselbe zu. Nach Darreichung grösserer Mengen reinen Fleisches tritt gleich in der ersten Stunde eine Steigerung der Gallenabsonderung ein; von da ab beginnt unter unbedeutenden Schwankungen ein allmähliches Sinken. Ausschliessliche Aufnahme von Fett hat ebenfalls eine, wenn auch geringe Zunahme zur Folge, die nach etwa 9 Stunden schon sehr im Absinken begriffen ist, so dass im Ganzen nicht mehr Galle als beim Hunger geliefert wird. Ebenso wie beim Hunger treibt auch bei Nahrungszufuhr die Wasseraufnahme die Menge der trockenen Galle in die Höhe.

Was die Gesamtmenge der im Verlauf von 24 Stunden unter verschiedenen Ernährungsverhältnissen ausgeschiedenen trockenen Galle betrifft, so ergeben die Versuche von Voit folgendes. Beim Hunger wird nur die Hälfte, ja sogar nur ein Drittel der trockenen Galle gebildet, wie bei reichlicher Nahrungsaufnahme. Nach Aufnahme von reiner eiweissartiger Substanz wird bei steigender Zufuhr auch mehr trockene Galle erzeugt, aber durchaus nicht proportional der aufgenommenen Eiweissmenge, sondern verhältnismässig weniger. Ein beträchtliches Quantum von Stärkemehl (für sich oder in Brot und Kartoffeln) vermehrt die Gallenmenge nur in geringem Grade, viel weniger als entsprechende Gaben von Fleisch. Zusatz von Fett zu Fleisch oder auch ausschliessliche Darreichung von Fett steigert die Menge der trockenen Galle nicht, sondern ruft im Gegenteil eine, wenn auch nur geringe Abnahme derselben hervor.

b. Die Abhängigkeit der Gallenabsonderung von der Blutzufuhr.

Die Blutzufuhr zur Leber beeinflusst selbstverständlich die Gallenabsonderung nicht unerheblich. Wenn der allgemeine Blutdruck infolge einer Blutung sehr erheblich herabgesetzt wird, so nimmt die Menge der secernierten Galle ab, zu gleicher Zeit steigt aber der procentische Gehalt an festen Bestandteilen. Ebenso setzt die Verminderung der Blutzufuhr zu der Leber, wenn mehrere Äste der Pfortader unterbunden werden, die Gallenabsonderung herab. Auch wenn die Vena cava inf. verengert wird — wodurch die in der Zeiteinheit durch die Leber strömende Blutmenge herabgesetzt wird — tritt dieselbe Sekretionsabnahme zum Vorschein.

Bei Reizung des Rückenmarkes nimmt die Gallensekretion ab, und zwar wegen der durch Reizung der gefässverengenden Nerven bewirkten Gefässkontraktion in den Baucheingeweiden und der dadurch bewirkten Abnahme der Blutzufuhr zu der Leber. Die Durchschneidung des Halsmarkes ruft eine allgemeine Drucksenkung im Gefässsystem hervor und wird von einer Abnahme der Gallensekretion begleitet. Dagegen wird dieselbe nach Durchschneidung des Splanchnicus gesteigert, weil dabei die Blutzufuhr zu der Leber, trotz der Abnahme des allgemeinen Blutdruckes, wegen der Erweiterung der Pfortaderwurzeln erhöht wird.

Diese und andere hierauf bezügliche Erfahrungen können vollständig durch den Einfluss der verschieden grossen Blutzufuhr erklärt werden und enthalten gar keinen Beweis dafür, dass die Gallenabsonderung von sekretorischen Nerven direkt beeinflusst wäre. Es ist auch möglich, dass die von einigen Beobachtern erwähnte, kurz nach der Nahrungszufuhr eintretende Steigerung der Gallenabsonderung durch die während der Verdauung stattfindende Erweiterung der Magen- und Darmgefässe hervorgerufen wird.

Wir können die jetzt besprochenen Thatsachen also in folgender Weise zusammenfassen. Die Leber secerniert ununterbrochen die Galle. Diese Sekretion wird durch reichlichere Blutzufuhr sowie durch die Zufuhr von gewissen gallentreibenden Substanzen (vor allem die Verdauungsprodukte des Eiweisses) in die Höhe getrieben. Dagegen liegt bis jetzt keine einzige Beobachtung vor, die uns erlauben könnte, von einem Einfluss wirklicher sekretorischer Nerven auf die Leber zu sprechen. Wie die übrigen Verdauungsflüssigkeiten so stellt auch die Galle ein Elaborat der secernierenden Drüsenzellen dar, denn, wie wir schon gefunden haben, kommen die spezifischen Bestandteile der Galle im Blute nicht vor, sondern werden in der Leber gebildet. Auch ist der Absonderungsdruck der Galle höher als der Blutdruck in der Pfortader.

Da die Leber von mehreren Quellen Blut bekommen kann (von der Leberarterie, der Pfortader und rekurrent von der Vena cava inf.), ist es von Interesse zu untersuchen, ob das eine oder das andere dieser Gefässe bei der Gallenbildung unumgänglich notwendig ist, oder ob alle drei die Gallensekretion unterhalten können. Bei Abschluss der Leberarterien findet die Gallenabsonderung noch in reichlichem Umfange statt. Nach Schliessung des einen Leberlappen speisenden Pfortaderastes vermittelt der denselben Lappen versorgende Arterienast für sich die Absonderung.

Eck hat gezeigt, dass man durch eine Operation das Pfortaderblut direkt in die Vena cava inferior, mit Umgehung der Leber, leiten kann. An derartig operierten Tieren hat Stolnikow gefunden, dass die Gallenabsonderung noch fortdauert. Diese Sekretion geschieht aber, wenigstens zum grössten Teil, auf Kosten des in die Lebervene zurückströmenden Blutes. Denn wenn man an einem solchen Tier die A. hepatica unterbindet, so dauert die Gallensekretion noch fort. Bei Unterbindung der Lebervene aber sistiert sie, was ja selbstverständlich ist.

Die Leberarterie versorgt die Gallenblase, die Gallengänge und die interlobularen Pfortaderäste durch ihre Vasa nutritia mit Blut. Wenn dieselbe unterbunden und dadurch die arterielle Blutzufuhr vollständig aufgehoben wird, so treten zunächst grössere oder kleinere, multiple nekrotische Herde in der Leber auf. Aus den grösseren Herden entwickeln sich Cysten, die kleineren werden in Bindegewebe umgewandelt, und endlich entsteht eine Lebercirrhose.

Wenn der Abfluss der Galle verhindert ist, so wird dieselbe resorbiert. Sie geht aber aus den Gallengängen nicht direkt ins Blut über, sondern wird zunächst in die Lymphgefässe aufgenommen. Wenn der Gallengang und der Ductus thoracicus beide gebunden werden, so kann es eintreffen, dass sogar 17 Tage lang keine Gallenbestandteile ins Blut gelangen. Es tritt kein Ikterus auf, und der Harn ist ganz frei von Gallenstoffen (Harley).

c. Die ableitenden Gallenwege.

Wenn keine Verdauung stattfindet, so sammelt sich die abgesonderte Galle in der Gallenblase, verliert dort Wasser und wird also dichter. Erst im Beginn der Verdauung strömt sie aus der Gallenblase in den Darm hinein.

Für die Entleerung der Galle sind die Atembewegungen bedeutungsvoll, indem das Herabsteigen des Zwerchfells bei der Inspiration einen Druck auf die Gallenblase ausübt.

Das Austreten der Galle aus dem Ductus choledochus wird durch einen besonderen Sphincter geregelt.

Die Gallenblase und die Gallengänge besitzen Muskeln, welche unter dem Einfluss des N. splanchnicus stehen. Es wird angegeben, dass der Duodenalsphincter des Ductus choledochus von dem Vagus innerviert ist.

Erscheinungen, welche bei centraler Reizung des Splanchnicus hervortreten, zeigen ferner, dass sowohl die Gallenblase, als auch der Duct. choledochus und der Sphincter sich reflektorisch erweitern können. Ferner kann man durch centrale Reizung des Vagus reflektorische Kontraktion der Gallenblase und Erschlaffung des Sphincters hervorrufen.

Durch diese Einrichtungen wird der Ausfluss der Galle in den Darm dem jeweiligen Bedürfnis angepasst.

§ 6. Die Drüsen des Darmes.

a. Die Drüsen des Dünndarmes.

Die Absonderungsbedingungen der enorm zahlreichen Lieberkühn'schen Drüsen im Dünndarme sind zur Zeit nur sehr mangelhaft bekannt. Um dieselben zu untersuchen, bedient man sich der Darmfisteln, d. h. man schaltet ein längeres oder kürzeres Stück des Darmes aus der Kontinuität mit dem übrigen Darm aus und näht das eine Ende dieses Stückes an die Haut, während das andere Ende geschlossen wird (Thiry's

Darmfistel, 1864), oder auch näht man die beiden Enden des isolierten Darmstückes an die Haut (Vella's Darmfistel). Im letzteren Falle ist der Darm natürlich leichter zugänglich. Es versteht sich von selbst, dass die zurückgebliebenen Stücke des Darmes durch Darmsutur vereinigt werden.

Bei nüchternen Tieren findet kaum eine Absonderung von Darmsaft statt. Eine solche tritt aber zum Vorschein, wenn man die Darmschleimhaut direkt, mechanisch, elektrisch oder chemisch reizt, sowie nach Aufnahme von Nahrung. Obgleich sie in die isolierte Darmschlinge nicht hineinkommt, fängt diese doch nach einiger Zeit an zu secernieren, und die Sekretion dauert dann unter steter Zunahme stundenlang bis zu den späteren (6.—7.) Verdauungsstunden. Die Zeit, um welche das Maximum erreicht wird, variiert und scheint von der Beschaffenheit der Nahrung abhängig zu sein.

Über den Einfluss der Nerven auf die Sekretion von Darmsaft wissen wir sehr wenig. Die Vagusreizung hat bis jetzt nur negative Resultate ergeben. Die Behauptung einiger Autoren, dass Exstirpation des Plexus coeliacus und mesentericus vermehrte Absonderung der Darmschleimhaut zur Folge habe, ist von den übrigen wenigstens nicht durchweg bestätigt worden.

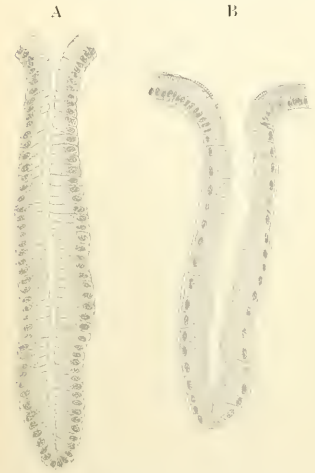
Indessen haben die Untersuchungen über den Nerveneinfluss auf die Absonderung des Darmsaftes doch eine sehr merkwürdige Erscheinung kennen gelehrt. Wenn nämlich die im Mesenterium zum Dünndarme neben den Gefässen verlaufenden Nervenzweige einer Darmschlinge durchschnitten werden, so tritt entweder sogleich oder nach einiger Zeit eine ausserordentlich reichliche Absonderung in dieser Schlinge zum Vorschein, während die angrenzenden, nicht entnervten Teile des Darmes nichts derartiges zeigen. Diese Absonderung, welche den enormen Wert von $^1/_{11}$ des Körpergewichtes erreichen kann, dauert einige Stunden, wird nach etwa 4—5 Stunden spärlicher und hört erst nach 24 Stunden ganz auf. Anfangs ist das Sekret ganz hell und enthält keine oder nur wenige Flocken; mit der Zeit nimmt die Menge derselben zu, so dass endlich ein wahrer Flockenbrei abgesondert wird. Zuweilen ist das Sekret milchig, wie eine dünne Mehlsuppe, und enthält reichlich Darmepithel (Moreau).

Es ist nicht leicht, diese Sekretion zu deuten. Man könnte sie in erster Linie als eine, durch die Gefässerweiterung verursachte Transsudation und nicht als eine Sekretion auffassen, wenn nicht unsere übrigen Kenntnisse von der Transsudation entschieden gegen eine solche Deutung sprächen. Wenn also hier eine wirkliche Sekretion der Lieberkühn'schen Drüsen vorliegt — was dadurch bestätigt wird, dass die so erhaltene Flüssigkeit ganz dieselben Eigenschaften wie der sonst erhaltene Darmsaft besitzt — so liegt es sehr nahe anzunehmen, dass diejenigen Nerven, deren Durchschneidung die Hypersekretion hervorruft, auf die betreffenden Drüsen hemmend einwirken und tonisch erregt sind. Wenn die Darmdrüsen infolge der Durchtrennung dieser Nerven von ihrem hemmenden Einfluss befreit werden, so geraten sie in den beschriebenen Zustand. Diese Hypothese setzt, um richtig zu sein, voraus, dass in dem Darme selbst Bedingungen sich vorfinden, welche, wenn sie nicht durch die hemmenden Nerven innerhalb mässiger Grenzen gehalten werden, die Darmdrüsen in eine starke Thätigkeit versetzen können. Näheres darüber wissen wir aber nicht. Indessen darf nicht unerwähnt gelassen werden, dass auch betreffs der anderen Verdauungsdrüsen, der Speicheldrüsen, der Magendrüsen und des

Pankreas, gewisse Erscheinungen beobachtet worden sind, welche darauf hindeuten, dass diese Drüsen in der That auch unter dem Einfluss hemmender Nerven stehen, obgleich die betreffenden Beobachtungen noch nicht so weit geführt worden sind, dass sie bei der vorliegenden Darstellung näher berücksichtigt werden können.

Soweit die bis jetzt vorliegenden spärlichen Beobachtungen reichen, scheint die Sekretion der unteren Teile des Dünndarmes reichlicher als die des oberen Teiles zu sein. Es wird auch angegeben, dass die Menge der schleimigen Flocken in jenen Teilen die grössere ist. Diese Flocken bestehen wesentlich aus gequollenen zelligen Elementen (Epithelien, Leukocyten) und aus fettig degenerierten abgestossenen Zellen.

Wenn man die beiden Enden einer isolierten Dünndarmschlinge zusammennäht und den solcher Art gebildeten Darmring in die Bauchhöhle versenkt, so findet man, wenn das Tier nach einigen Monaten getötet wird, den Darmring von einer halbfesten Masse strotzend gefüllt (Hermann). Diese Masse besteht wie die soeben erwähnten Flocken im Darmsaft wesentlich aus abgestorbenen zelligen Elementen. Es scheint also, als ob die Zellen der Darmschleimhaut in grossem Umfange zu Grunde gehen, auch wenn, wie es hier ja der Fall ist, gar keine Speisen und dergleichen in den Darm gelangen. Indessen ist dieser Schluss nicht ganz sicher begründet, denn man kann ja nicht behaupten, dass sich der isolierte Darmring unter vollständig normalen Verhältnissen befindet. Und in der That hat Klecki bemerkt, dass der wie oben isolierte Darmring, wenn er vor dem Zusammennähen durch Spülung mit Borsäurelösung und künstlichem Magensaft von dem grössten Teil der dort befindlichen Bakterien befreit wird, und wenn im weiteren Verlauf des Versuches keinerlei pathologische Veränderungen auftreten, nach Ablauf von mehr als zwei Monaten nur einen verhältnismässig spärlichen, an der Schleimhautoberfläche ziemlich fest anhaftenden, gelben, klebrigen, wachsartigen Inhalt darbietet.



Figur 95. Mastdarmdrüsen des Kaninchens, nach Heidenhain. A, nach starker Absonderung, B, nach längerer Ruhe.

Wie sonst besteht dieser Inhalt vorwiegend aus desquamierten Darmepithelien. Jedenfalls findet also eine gewisse Zerstörung vom Darmepithel statt, dieselbe scheint aber lange nicht so reichlich zu sein, wie es die vorher erwähnten Versuche ergaben.

Über die Sekretionsbedingungen der Brunner'schen Drüsen wissen wir fast gar nichts. Es wird angegeben, dass ihre Zellen während der Verdauung ähnliche Veränderungen als die der Pylorusdrüsen zeigen, sowie dass die Drüsen desselben Darmes in verschiedenen Entfernungen vom Pylorus sich in verschiedenen Funktionszuständen befinden.

b. Die Drüsen des Dickdarmes.

Die Lieberkühn'schen Drüsen im Dickdarme sondern keine verdauende Flüssigkeit ab. Um die Absonderung dieser Drüsen zu untersuchen, hat man an Hunden eine Öffnung (*Anus praeternaturalis*) am

Dickdarm gemacht und durch dieselbe verschiedene Substanzen, in kleine Tüllsäckchen eingehüllt, in den Dickdarm gebracht. Dabei hat man gefunden, dass weder Fibrin noch Stärke verdaut wird, auch ist das Sekret nur spärlich und stellt eine wasserhelle, geruchlose, dick gelatinöse, klebrige Masse von neutraler Reaktion dar, welche kleinere und grössere trübe Schollen führt (Klug und Koreck).

Das Dickdarmsekret spielt also bei der Verdauung keine Rolle. Der Schleim, den es enthält, hat wahrscheinlich die Aufgabe, die Passage des durch Resorption vom Wasser eingedickten Darminhaltes zu erleichtern.

Wenn man die Dickdarmschleimhaut eines Tieres, welchem Pilokarpin eingespritzt worden ist, mikroskopisch untersucht, so findet man die Drüsen aus Zellen zusammengesetzt, welche denjenigen der Dünndarmdrüsen ausserordentlich ähnlich sind. Wie diese sind sie in Alkoholpräparaten schmal, längsstreifig und stark färbbar und enthalten runde oder ovale Kerne (Fig. 95, A). Nach anhaltender Ruhe bieten die Dickdarmdrüsen ein ganz anderes Bild dar: die Drüsenschläuche sind in ihrer grossen Mehrzahl vom Grunde bis zu ihrem oberen Ende von Zellen ausgekleidet, welche schleimige Metamorphose durchgemacht und die Gestalt der Becherzellen angenommen haben: bauschig aufgetriebene, an Alkoholkarminpräparaten nicht färbbare Gebilde, deren unteres zugespitztes Ende den Kern enthält (Fig. 95, B). Das Innere dieser Gebilde verhält sich ganz ähnlich dem der bei den Schleimdrüsen beschriebenen Schleimzellen (Heidenhain).

Auch in den Drüsen des Dünndarmes finden sich Becherzellen zwischen den Drüsenzellen; sie fehlen aber oft ganz, häufig treten sie vereinzelt in der Gegend des oberen Schlauchendes, seltener auch in dem unteren Schlauchende auf.

Aus diesen Thatsachen geht hervor, dass die betreffenden Zellen während der Ruhe eine schleimige Metamorphose erleiden; bei der Thätigkeit wird der Schleim herausgestossen, und dabei geht auch die Zelle selbst oft zu Grunde. In welchem Umfange letzteres stattfindet, ist noch nicht endgültig festgestellt. An der Basis des Epithels finden sich ab und zu kleine rundliche Zellen, welche als Ersatzzellen der zu Grunde gehenden Zellen aufgefasst werden.

Dritter Abschnitt.

Die Bewegungen des Verdauungsrohres.

§ 1. Das Kauen.

Die Kaubewegungen haben die Aufgabe, die in den Mund aufgenommene Speise mechanisch zu zerteilen und sie mit Speichel durchzutränken, so dass daraus ein zum Verschlucken geeigneter Bissen entsteht.

Das Kauen findet durch Bewegungen des Unterkiefers gegen den Oberkiefer statt, wobei die Speise durch Bewegungen der Zunge und der Wangen zwischen die Zahnreihen gebracht und durch die mit grosser Kraft gegeneinander bewegten Zähne zerkleinert wird.

Die Zähne wie auch die Art der Unterkieferbewegungen stehen mit der Art der Nahrung in einem unverkennbaren Zusammenhang, wenn es sich um Tiere handelt, deren natürliche Nahrung exklusiv animalisch oder exklusiv vegetabilisch ist. Beim Menschen bieten die Zähne und die Kieferbewegungen keine in dieser Hinsicht ausgeprägte charakteristischen Merkmale, was ohne Zweifel damit zusammenhängt, dass er in der That ein Geschöpf ist, das unter Beihilfe der Kochkunst mit den verschiedensten Nahrungsmitteln auskommen kann. Das rohe Fleisch kann von den Zähnen des Menschen nicht bewältigt werden; wenn es aber gekocht oder gebraten wird, wodurch das die Muskelfasern zusammenhaltende Bindegewebe gelockert wird, macht das Kauen desselben keine Schwierigkeiten. Ebenso werden die, sonst von den menschlichen Verdauungswerkzeugen nicht angreifbaren Getreidesamen durch das Kochen oder das Brotbacken zur Nahrung des Menschen geeignet. Unter allen in der Natur vorkommenden Nahrungsmitteln, die überhaupt den höheren Tieren zugänglich sind, können eigentlich nur das Gras und das Heu dem Menschen nicht als Speise dienen.

Das Kaugeschäft wird in erster Linie von den Backenzähnen besorgt; die Vorderzähne dienen nur zum Abbeissen von Stücken geeigneter Grösse. Dabei wird der Unterkiefer durch die Masseteres und Temporales nach oben gezogen, von den Pterygoidei interni nach vorn und oben, von den Pterygoidei externi nach vorn gezogen. Der Unterkiefer wird durch MM. digastrici, mylohyoidei und geniohyoidei nach unten und vom hinteren Bauch des Digastricus nach hinten gezogen. Bei einseitiger Kontraktion des Pterygoideus ext. wird der Unterkiefer nach der anderen Seite verschoben.

Bei der Abziehung des Unterkiefers bewegt sich der Gelenkhöcker nach vorn in einer nach oben konkaven Linie, zuerst langsam, dann schnell, zuletzt wieder langsam.

Beim Kauen wirken die Lippen, die Wangen und die Zunge mit, indem dieselbe neue oder nicht vollständig gekaute Teile des Essens zwischen die Zahnreihen bringen, das Durchfeuchten desselben mit Speichel erleichtern, sowie nach vollbrachtem Kauen den Bissen bilden.

Betreffs der centralen Innervation der Kaumuskeln hat man gefunden, dass am Kaninchen die elektrische Reizung eines kleinen Feldes an den unteren und lateralen Flächen des Vorderhirns Kaubewegungen auslöst. Beim Übergang des Stabkranzes in die Capsula findet eine gewaltige Einengung der in Betracht kommenden Bahnen statt. Die Bahnen lassen sich durch den mittleren Abschnitt der inneren Kapsel bis zum vorderen medialen Teil des Hirnschenkels weiter verfolgen und stimmen hier in ihrer Lage mit der sogen. frontalen Brückenbahn des Hirnschenkelfusses überein.

Während des Kauens wird die Nahrung mit Speichel durchtränkt und der Bissen durch das Mucin des Speichels schlüpfrig gemacht. Infolgedessen gleitet er viel leichter als sonst durch den Pharynx und den Oesophagus, was durch folgende Beobachtung bewiesen wird (Cl. Bernard). Bei einem Pferde wurde eine Oesophagusfistel am Halse gemacht und dem Tiere Boli von feuchtem Hafer gegeben. In 1 Minute traten durch die Fistelöffnung 55 g Hafer hervor. Dann wurden die Ausführungsgänge der beiden Ohrspeicheldrüsen durchschnitten und also deren Speichel von der Mundhöhle ausgeschlossen. Nunmehr traten durch die Fistelöffnung nur 14.4 g Hafer in 1 Minute hervor.

§ 2. Das Saugen.

Die Mundhöhle ist nicht allein luftdicht geschlossen, sondern kann auch erweitert werden, ohne dass der luftdichte Verschluss aufgehoben wird. In letzterem Falle tritt natürlich eine Ansaugung in der Mundhöhle auf, wodurch Flüssigkeiten dorthin gezogen werden können.

Der luftdichte Verschluss der Mundhöhle kommt dadurch zu stande, dass die Zungenspitze gegen die Zähne und den Proc. alveolaris des Oberkiefers liegt, die Zungenwurzel sich an beiden Seiten erhebt und gegen die hinteren Zähne und den entsprechenden Teil des Oberkiefers legt, die untere Zungenfläche auf dem Rand des Unterkiefers ruht und der weiche Gaumen über der Zungenwurzel nach unten ausgespannt liegt. In diesem Raum herrscht ein negativer Druck von 2—4 mm Hg (Mezger, Donders).

Von dem Vorhandensein dieses luftdichten Verschlusses kann man sich leicht überzeugen, wenn man bei ruhiger Atmung und geschlossenem Mund den Unterkiefer senkt, ohne den Mund zu öffnen: man bemerkt dann, wie die Wangen zwischen die Zahnreihen gedrückt werden.

Bei geschlossenem Munde wird der Unterkiefer nicht von den MM. temporales, sondern von dem Luftdruck getragen, da ja der Luftdruck ausserhalb der Mundhöhle höher als der Druck in derselben ist.

Durch Zurückziehen der Zunge oder Senken des Unterkiefers wird die Mundhöhle erweitert und also eine Ansaugung in derselben bewirkt. Eine noch stärkere Ansaugung wird erzielt, wenn die Zunge nach unten gezogen wird. Dies findet in folgender Weise statt.

Die MM. sternothyreoidei, sternohyoidei und omohyoidei ziehen den Larynx nach unten und vorn; die MM. thyreohyoidei ziehen das Zungenbein nach unten und die MM. geniohyoidei nach vorn. Infolge dieser komplicierten Muskelwirkung wird die Zungenwurzel nach unten gezogen. In gleicher Zeit wird die Zunge durch die MM. genioglossi und hyoglossi abgeplattet und gegen die untere Zahnreihe gedrückt (Auerbach).

Der in solcher Weise entstehende Saugraum beträgt im Mittel etwa 77 kbcm, wovon $^3/_8$ auf die Senkung des Unterkiefers, $^5/_8$ auf das Herabziehen und die Abplattung der Zunge fallen.

Die Kraft des Ansaugens in der Mundhöhle ist eine sehr grosse. Durch wiederholtes Ansaugen kann ein negativer Druck von bis zu 700 mm Hg entwickelt werden.

Beim Saugen umfasst das stillende Kind mit seinen Lippen die Brustwarze luftdicht, was durch den Mangel der Zähne und durch besondere membranöse, sehr gefässreiche Vorsprünge am Zahnfleischrand der beiden Kiefer erleichtert wird. Diese Bildungen befinden sich an der Stelle der vier Eckzähne und sind hauptsächlich am Unterkiefer durch einen 1—3 mm vorspringenden membranösen Saum miteinander verbunden.

§ 3. Das Schlucken.

Als Schlucken bezeichnen wir sämtliche Prozesse, durch welche der Bissen aus der Mundhöhle in den Magen befördert

wird. Dieser Akt stellt einen sehr verwickelten reflektorischen Vorgang dar, bei welchem zahlreiche Muskeln mitwirken.

Nachdem der Bissen gebildet und auf den Zungenrücken gebracht ist, wird durch Erregung sensibler Nerven in dem hinteren Teil der Mundhöhle der Schluckreflex ausgelöst. Vorläufig ist es noch nicht gelungen, beim Menschen eine bestimmte Partie der Mundhöhle, des Isthmus faucium, der Zunge oder der hinteren oder Seitenwand des Pharynx ausfindig zu machen, von welcher aus der Schluckreflex unfehlbar ausgelöst werden konnte. Wir können also nur sagen, dass derselbe hervorgerufen wird, wenn der Bissen hinter den weichen Gaumen in die Gegend der Mandeln gedrängt wird. Dieser Vorgang findet unter dem Einfluss des Willens statt, und der Schluckreflex wird also durch einen Akt des Willens eingeleitet, verläuft dann aber ganz unabhängig vom Willen.

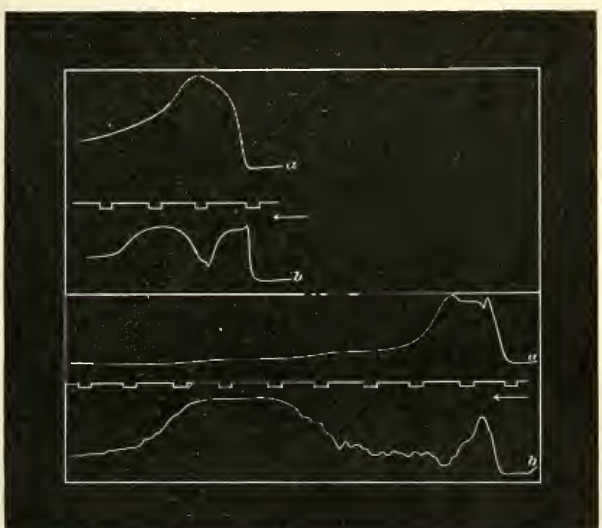
Dabei kontrahieren sich zuerst die MM. mylohyoidei. Hierdurch wird die Schluckmasse unter hohen Druck gestellt und nach der Seite des geringsten Widerstandes, d. h. nach hinten verdrängt. Fast zu gleicher Zeit beginnen auch die MM. hyoglossi sich zu kontrahieren und bewirken, dass die freie Fläche der Zungenwurzel, die in der Ruhelage nach hinten und oben gerichtet ist, jetzt eine Bewegung nach hinten und unten ausführt. Die hierdurch erzielte schnelle Verengung des Raumes zwischen den Mylohyoidei und dem Gaumen erhöht daselbst schnell den Druck. Dieser Effekt wird gesteigert durch den Zug der MM. hyoglossi, womit der Zunge eine Bewegungsdirektion nach hinten und unten gegeben wird. So werden nun flüssige und weiche Speisen durch die ganze Schluckbahn bis zum Magen hinabgespritzt, bevor Kontraktionen der Pharynx- und Oesophagusmuskeln sich geltend machen können (Kronecker und Meltzer).

Dass der erste Akt des Schluckens in der That in dieser Weise erfolgt, wird unter anderem durch die folgenden Thatsachen nachgewiesen. Wenn man kaltes Wasser schluckt, so empfindet man Kälte im Magen, sofort nach dem Schlucken, noch ehe die Pharynx- und Oesophagusperistaltik hat ablaufen können. Lähmung ganzer Partien des Oesophagus erschwert das Schlucken, hebt es aber nicht auf. Bindet man auf eine hohle Schlundsonde einen Kautschukballon, schiebt denselben mehr oder weniger tief in den Oesophagus, verbindet das offene Ende der Sonde mit einer Marey'schen Schreibkapsel und löst nun Schluckbewegungen aus, so findet man an der von der Kapsel geschriebenen Kurve zwei Erhebungen (Schluckmarken): die erste tritt fast unmittelbar nach dem Schlucken auf, gleichgültig wie tief der Ballon in dem Oesophagus liegt; sie entspricht ohne jeden Zweifel der durch die Mylohyoidei bewirkten Drucksteigerung in der Mundhöhle. Die zweite Erhebung, welche wir sogleich näher erörtern werden, tritt um so später auf, je tiefer der Ballon in den Oesophagus hinabgeführt wird; sie ist von der Kontraktion der Oesophaguswand bedingt (vgl. die zweite Erhebung in den Kurven *b*, Fig. 96).

Man könnte gegen diese Versuche verschiedene Einwendungen machen; sie werden aber durch den folgenden Versuch entkräftigt. Wenn man ein Stückchen blaues Lackmuspapier in eine hohle Schlundsonde derartig bringt, dass es an den Seitenöffnungen frei zu Tage tritt, die Sonde tief in den Oesophagus hineinführt und nun etwas Essig herunterschluckt, so findet man, dass das Papier gerötet wird auch in dem Falle, dass es mittelst eines daran befestigten Fadens schon $^1/_2$ Sekunde nach dem Schluckanfange von den

Seitenöffnungen der Sonde weggezogen wird, und zwar gelingt dieser Versuch auch dann, wenn er bei horizontaler Lage der Beine mit vertikal herabhängendem Oberkörper ausgeführt wird und also die Beteiligung der Schwere ausgeschlossen ist.

Dass endlich die Mylohyoidei die wichtigsten hierbei thätigen Muskeln sind, geht daraus hervor, dass Hunde, an welchen die NN. mylohyoidei durchtrennt waren, Flüssigkeiten mehrere Tage lang fast nicht hinunterbringen konnten. Anfangs wurden auch feste Speisen schlecht verschluckt; bald wussten sich die Hunde dadurch zu helfen, dass sie bei offenem Maule den Kopf rasch nach vorn warfen, wodurch der Bissen in den Rachen fiel; von dort aus konnte er, vermutlich vermittelst der Konstriktoren, verschlungen werden.



Figur 96. Schluckkurven von dem Pharynx und Oesophagus eines Menschen, nach Kronecker und Meltzer. Von rechts nach links zu lesen. Durch zwei Ballons werden die Kontraktionen des Pharynx und des Oesophagus registriert. In jeder Abteilung der Figur bezeichnet *a* die Kontraktionskurve des Pharynx, *b* die des Oesophagus. Der Oesophagusballon war in dem oberen Kurvenpaar 4 cm, in dem unteren Kurvenpaar 16 cm vom Eingange des Oesophagus placiert. Die mittlere Linie bezeichnet Sekunden. An den Kurven *b* sieht man die beiden Schluckmarken.

Diesem ersten Schluckakte schliessen sich als folgende Schluckakte Bewegungen des Pharynx und des Oesophagus an. Diese bezwecken teils die an der Wand der Schluckbahn sitzen bleibenden Reste des vorbeigeschleuderten Bissens weiter zu befördern, teils auch Bissen, welche zu gross sind, um allein durch die Kontraktion der Mylohyoidei und die Bewegung der Zunge bis in die tiefsten Abschnitte des Oesophagus geschleudert zu werden, nach dem Magen zu befördern.

Die Kontraktion der Pharynxkonstriktoren beginnt etwa 0.3 Sekunden nach dem Anfang des Schluckens. Dann folgt etwa 0.9 Sekunden später die Kontraktion des obersten Teiles des Oesophagus.

Im Oesophagus schreitet die Kontraktion nicht mit gleichmässiger Geschwindigkeit von oben nach unten fort. Im Gegenteil zeigt es sich, dass der Oesophagus, hinsichtlich seines Kontraktionsverlaufes in drei Abteilungen: eine obere (6 cm lang), eine mittlere (10 cm lang) und eine untere geteilt werden muss. Innerhalb jeder dieser Abteilungen breitet sich die Kontraktion mit einer ziemlich grossen Geschwindigkeit aus; beim Übergang von der einen Abteilung zur anderen findet aber eine nicht unbeträchtliche Verzögerung statt, und zwar kontrahiert sich die zweite Oesophagusabteilung 1.8 Sekunden nach der ersten und die dritte Abteilung 3.0 Sekunden nach der zweiten.

Wenn wir als Peristaltik diejenige Kontraktionsform bezeichnen, bei welcher die Erregung dadurch fortgepflanzt wird, dass jeder Querschnitt des Muskels den folgenden reizt, so ist es schon nach dem Angeführten wenigstens sehr unwahrscheinlich, dass die Kontraktion des Oesophagus eine wirkliche Peristaltik darstellt. Dies wird auch durch weitere Erfahrungen bestätigt. Wenn man den Oesophagus am Halse durchschneidet oder sogar ein langes Stück von ihm exstirpiert und dann den N. laryngeus superior, der den Schluckreflex sehr leicht auslöst, reizt, so tritt ein ganz regelmässiges Schlucken zum Vorschein, und die Bewegung des Oesophagus erstreckt sich nicht allein auf dessen oberen Teil, sondern auch in dem unteren, unterhalb des Schnittes liegenden Teil tritt die Kontraktion wie gewöhnlich hervor (Mosso).

Wir haben uns daher den Vorgang in der Weise vorzustellen, dass nach einmal eingeleitetem Schluckreflex die verschiedenen Abteilungen der Schluckwege (Mundboden und Zunge, Pharynx, die obere, die mittlere und die untere Abteilung des Oesophagus) durch Impulse, welche von dem centralen Nervensystem ausgehen, in einer ganz bestimmten Reihenfolge erregt werden.

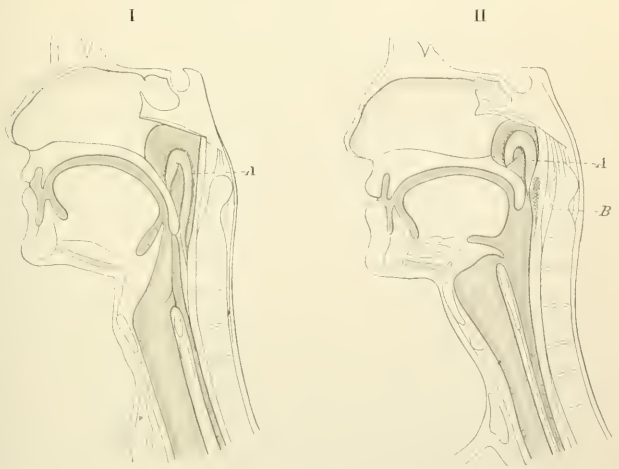
Die Nerven des Oesophagus finden sich beim Menschen für den oberen Teil in den NN. recurrentes N. vagi, für den unteren Teil in den Plexus pulmonalis und oesophageus. Nach-Beobachtungen am Kaninchen entstammen die betreffenden Nerven dem Glossopharyngeus (= dem oberen Wurzelbündel der drei im Foramen jugulare vielfach verflochtenen Nerven Glossopharyngeus, Vagus und Accessorius; Réth).

Ausser denjenigen Reflexen, welche die Schluckbewegung auslösen, giebt es solche, durch welche die Schluckbewegung reflektorisch gehemmt wird. Es zeigt sich nämlich, dass, wenn man in kurzen Intervallen mehrmals nach einander schluckt, der Oesophagus sich nicht nach jedem Schlucken kontrahiert, sondern bis zum letzten Schlucken offen bleibt und sich nur dann zusammenzieht. Die Dauer des Intervalles entspricht derjenigen Zeit, welche verfliesst, bevor nach einmal eingeleitetem Schlucken der betreffende Abschnitt des Oesophagus in Thätigkeit tritt. Also bleibt die Kontraktion des obersten Abschnittes aus, wenn das Intervall zwischen zwei Schlucken kleiner als 1.2 Sekunden, die des mittleren Abschnittes, wenn das Intervall kleiner als 3 Sekunden und die des tiefsten Abschnittes, wenn das Intervall kleiner als 5—6 Sekunden ist. Durch diese Vorrichtung wird der Effekt des ersten Schluckakts, der Kontraktion der MM. mylohyoidei, bei schnell nacheinander stattfindenden Schluckbewegungen, sichergestellt, indem der hinuntergeschleuderte Bissen den Oesophagus immer offen findet.

Auch beim Gurgeln wird die Schluckbewegung, durch starkes Zusammenpressen der Pharynxkonstriktoren, gehemmt.

Da der Pharynx nicht allein mit dem Oesophagus in Verbindung steht, sondern auch mit den Choanen und mit dem Larynx kommuniciert, würde der beim Schlucken stattfindende positive Druck den Bissen leicht in jene oder in diesen treiben können. Dies geschieht jedoch nicht, dank verschiedener schützender Mechanismen, welche beim Schlucken thätig sind.

Der Rückgang des Bissens in die Mundhöhle wird durch die Kontraktion der MM. palatoglossi verhindert, welche die Zunge dem Gaumen nähern und den Isthmus faucium verdrängen. Ihre Wirkung wird durch die MM. styloglossi unterstützt, indem diese die Zunge gegen den Gaumen erheben und sie nach vorn vom Rande des Gaumensegels gegen diesen drücken.



Figur 97. Die Stellung des Gaumensegels u. s. w. in der Ruhe I und während des Schlingaktes II, nach Zaufal. *A*, Plica salpingo-pharyngea, *B*, der Passavant'sche Wulst.

Der Nasenrachenraum wird wesentlich durch das Gaumensegel vom Cavum pharyngo-orale abgeschlossen. Hierbei wird das Gaumensegel nicht passiv durch den Bissen, sondern aktiv durch Kontraktion seiner Muskeln erhoben, was z. B. daraus hervorgeht, dass bei gelähmtem Gaumensegel Wasser beim Schlucken den falschen Weg durch die Nase nimmt.

Die beim Abschluss des Nasenrachenraumes stattfindende Muskelaktion ist folgende. Durch die Kontraktion der MM. levatores veli palatini wird das Velum nach oben und hinten gehoben; die MM. palato-pharyngei sind insofern seine Antagonisten, als sie den Gaumen nach abwärts ziehen; sie haben aber auch eine Komponente von vorne nach hinten. Da jedoch die Levatoren stärker sind, so wird der entgegenwirkende Zug nach abwärts sofort aufgehoben, und es bleibt die nach hinten wirkende Komponente zurück, durch welche das Gaumensegel gegen die Rückwand des Pharynx gehoben wird.

Da nun ferner die betreffenden Muskeln bei der Ruhe in den hinteren Gaumenbogen gekrümmt verlaufen, müssen diese bei der Kontraktion der Muskeln gestreckt und kulissen-

artig einander genähert werden; zu gleicher Zeit werden natürlich auch die Ränder des weichen Gaumes gespannt und das Umschlagen derselben gegen den Nasenrachenraum hin verhindert. Durch die Tensores veli palati wird das Gaumensegel gespannt, so dass es den Druck von unten besser aushält.

Zum Abschluss des Nasenrachenraumes tragen ferner die MM. constrictores pharyngis superiores bei, indem sie bei ihrer Kontraktion einen Wulst an der Rückwand des Rachens hervorrufen, gegen welchen sich der weiche Gaumen anlegt (Passavant, Fig. 97, II, B). Dies wird dadurch erzielt, dass die Bogen, den die oberen Pharynxkonstriktoren beschreiben, abgeflacht werden. Endlich rücken die Plicae salpingo-pharyngeae gegen die Mittellinie vor und bilden einen spitzen Bogen, in dem sich der Wulst des M. azygos uvulae hineinlegt (Zaufal, Fig. 97, *A*).

Ebenso kompliciert, als der Abschluss des Nasenrachenraumes, ist der beim Schlucken stattfindende Verschluss des Larynx.

Die MM. geniohyoidei, mylohyoidei und der vordere Bauch der MM. digastrici heben, bei fixiertem Unterkiefer, das Zungenbein und den Larynx nach vorn und oben; die MM. hyothyreoidei ziehen den Larynx dicht an das Zungenbein. Gleichzeitig findet die oben beschriebene, durch die MM. hyoglossi und genioglossi bewirkte Bewegung der Zungenwurzel nach hinten und unten statt. Dadurch wird das Fettpolster, welches sich unmittelbar über dem Kehldeckel befindet, von oben nach unten zusammengedrückt, so dass dasselbe mit dem Kehldeckel bis auf den Grund des oberen Kehlkopfraumes hineingetrieben wird, wobei die ary-epiglottischen Falten sich an die Hinterseite des Kehldeckels anlegen. Dass der Kehldeckel an und für sich bei dem Verschluss des Larynx keine grosse Rolle spielt, geht daraus hervor, dass er exstirpiert werden kann, ohne dass das Schlucken dadurch leidet. Auch scheint die aktive Beteiligung der eigenen Muskeln des Kehldeckels hierbei keine bedeutende zu sein.

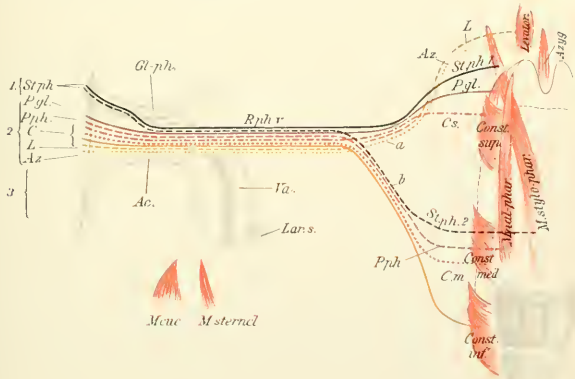
Der Verschluss des Larynx wird aber noch durch andere Mechanismen gesichert. Die Adduktoren des Kehlkopfes treten in Wirksamkeit, die Stimmritze wird geschlossen, die Spitzen der Giessbeckenknorpel nach vorne geneigt. Die Taschenbänder schmiegen sich an die wahren Stimmbänder, so dass die Ventriculi Morgagnii verschwinden, und nähern sich gleichzeitig aneinander, möglicherweise bis zum Annähern ihrer freien Ränder.

Vorher schon wird die hintere Rachenwand durch die Thätigkeit der MM. stylopharyngei (nicht nur oben, sondern namentlich auch unten in der Höhe der Giessbeckenknorpel) nach hinten aussen gegen das lockere retropharyngeale Gewebe hin ausgebuchtet (Réthi). Hierdurch entsteht an dieser Stelle eine Ansaugung, durch welche ein etwaiger mangelhafter Verschluss des Larynxeinganges unschädlich gemacht und gleichzeitig auch dem Bissen der Weg hinter dem Larynxeingang gegen den Oesophaguseingang gewiesen wird. Diese Ansaugung scheint für das normale Schlucken von einer sehr grossen Bedeutung zu sein, denn wenn sie durch Lähmung der Stylopharyngei wegfällt, so gelangen, nach Versuchen an Tieren, äusserst leicht fremde Körper in die Lungen und rufen dort tödlich verlaufende Entzündungen hervor.

Betreffs der Innervation dieser Muskeln ist zu bemerken, dass nach den Untersuchungen von Grossmann und Réthi die Fasern zur hinteren Rachenwand durch dasselbe Wurzelbündel verlaufen, welches auch die oben erwähnten Fasern zum Oesophagus enthält. Übrigens verweise ich auf das beistehende Schema, welches von Réthi nach Versuchen an Affen entworfen ist (Fig. 98).

Der äusserst komplicierte Vorgang des Schluckens wird aller Wahrscheinlichkeit nach vom Kopfmark beherrscht und geregelt; nach Marckwald würde das Schluckcentrum lateralwärts und oberhalb der Spitzen der Alae cinereae liegen.

Wenn der Bissen zum unteren Ende des Oesophagus gekommen ist, wird er von dort aus in den Magen getrieben. Die Cardia ist normal durch Muskelaktion verschlossen, was vor allem daraus hervorgeht, dass kein Erbrechen erfolgt, auch wenn man durch die Bauchpresse den Druck in die Bauchhöhle sehr stark erhöht. Durch die Thätigkeit ihrer Dilatatoren wird die Cardia geöffnet (vgl. § 4), und der hinuntergeschluckte Bissen durch die Kontraktion des untersten Oesophagusabschnittes in den Magen getrieben. Wenn der Oesophagus durch Durchtrennung des Vagus erlähmt ist, so bleiben die hinuntergeschluckten Massen dort, und durch Aspiration derselben in die Lungen entstehen tödlich verlaufende Entzündungen, über welche später näher zu berichten ist.



Figur 98. Die motorischen Rachen- und Gaumennerven beim Affen, nach Réthi. *1*, oberes, *2*, mittleres, *3*, unteres Wurzelbündel *Gl. ph.*, N. glossopharyngeus; *Va*, N. vagus; *Lar. s.*, N. laryngeus sup.; *Ac.*, N. accessorius spur.; *R. ph. v.*, R. pharyngeus vagi; *St. ph.*, die motorischen Nerven des M. stylopharyngeus; *P. gl.*, die motorischen Nerven des M. palatoglossus; *P. ph.*, die motorischen Nerven des M. palato-pharyngeus; *C.*, die motorischen Nerven der Rachenkonstriktoren; *L.*, die motorischen Nerven des Levator veli palatini; *Az.*, jene des Azygos uvulae.

Nach dem Schlucken hört man bei Auskultation in der Gegend der Cardia beim Menschen zwei Geräusche, das eine fast unmittelbar nach dem Anfang des Schluckens, das zweite etwa 6—7 Sekunden später. Das erste Geräusch wird nur selten gehört und scheint von einem abnormen Offensein der Cardia bedingt zu sein. In diesem Falle wird wahrscheinlich der Schluck durch die Kontraktion der Mylohyoidei mit einemmal bis in den Magen gespritzt. Das zweite Schluckgeräusch entspricht der Zeit seines Auftretens nach genau der Zeit, wo der Bissen durch die Cardia in den Magen hineingetrieben wird und ist wahrscheinlich dadurch hervorgerufen.

Damit diese Geräusche auftreten sollen, müssen die hinuntergeschluckten Massen Luft enthalten, und das ist ja immer der Fall. Übrigens zeigt es sich, dass das zweite Schluckgeräusch beträchtlich später, als oben erwähnt ist, erscheinen kann, sowie dass auch ohne Schlucken Geräusche in der Cardiagegend entstehen können, was wahrscheinlich davon abhängt, dass wir sehr oft fast nur Luft schlucken und diese Luft früher oder später durch die Kontraktionen des Oesophagus in den Magen getrieben wird.

§ 4. Die Bewegungen des Magens.

a. Die Bewegungen des Magens an und für sich.

Die Bewegungen des Magens bezwecken die Nahrung mit dem Magensaft zu mischen und sie durch Kneten u. s. w. mechanisch zu zerreiben. Hierdurch werden die durch den Magensaft zu erzeugenden chemischen Umwandlungen erheblich unterstützt, was am besten daraus hervorgeht, dass die Verdauung von Eiweiss in künstlichem Magensaft eine viel kürzere Zeit dauert, wenn dabei das Eiweiss bewegt wird, als wenn das Eiweiss nur ruhig liegen bleibt. Durch die Bewegung wird das Eiweiss von allen Seiten dem Magensaft zugänglich, und das Kneten, wie es bei der natürlichen Verdauung stattfindet, zerbröckelt leicht die unter dem Einfluss des Magensaftes morsch gewordenen Eiweissstückchen.

In Bezug auf die Muskulatur des Magens haben wir die beiden Öffnungen, die Cardia und den Pylorus, sowie den Magenkörper (Fundus) und den Pylorusteil des Magens (Anthrum pylori) zu unterscheiden. Die Öffnungen sind von starken Muskelfasern umgeben und in der Regel geschlossen. Der Fundus oder Magenkörper hat eine verhältnismässig schwach entwickelte Muskulatur, die Muskulatur des Anthrum pylori ist dagegen sehr kräftig.

Die Beobachtungen über die Bewegungen des Magens nach Zufuhr von Nahrung stimmen alle darin überein, dass die Kontraktionen des Pylorusteils viel kräftiger als die des Magenkörpers sind. Jener ist durch einen Ringmuskel, der als Sphincter pylori bezeichnet wird, vom Fundus abgeschlossen. Der Fundusteil ist verhältnismässig schwach kontrahiert, oder es laufen verhältnismässig schwache peristaltische Wellen über ihn, welchen sich die sehr kräftige Kontraktion des Pylorusteiles anschliesst, die vom Sphincter pylori beginnt und sich nach dem Pylorus verbreitet.

An einem Magenfistelkranken hat man den Druck im Magenkörper gleich 14 bis 35 mm Hg gefunden, im Pylorusteil dagegen sogar Druckwerte von 130 mm Hg beobachtet. Der Pylorusteil kann durch Kontraktion des Sphincters oder durch lokale Kontraktion einzelner Abschnitte für eine längere oder kürzere Zeit, wie es scheint, ganz vollständig vom rechts davon liegenden Teil des Magens abgeschlossen werden.

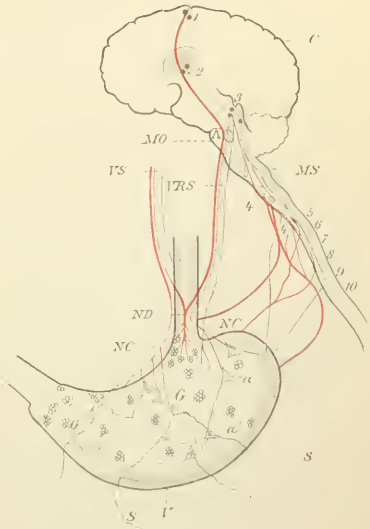
Da nun im Magenkörper für gewöhnlich keine stärkere Druckwirkung stattfindet und der Pylorusteil bei der seiner Kontraktion folgenden Dilatation sich demnach unter sehr geringer Vis a tergo füllt, so werden wahrscheinlich gröbere Stücke nicht in den Pylorusteil gepresst, sondern es werden nur die leicht beweglichen, flüssigen und mehr breiigen Teile in denselben hineingeschwemmt. Wenn dies richtig ist, so folgt daraus ferner, dass die eigentliche, chemische Veränderung der Nahrung im Magenkörper stattfindet, wobei die Bewegungen desselben die Mischung der Nahrung mit dem Magensaft zu besorgen haben, während der Pylorusteil den eigentlichen Motor des Magens darstellt, woselbst die in denselben hineingelangten mehr oder weniger zerkleinerten Stücke der Nahrung durch die kräftigen Kontraktionen zerrieben werden.

Die Erfahrung zeigt, dass der vollständig entnervte, ja sogar der vom Körper herausgeschnittene Magen noch spontane Kontraktionen ausführt, dass also der Magen, ebenso wie das Herz, in

sich selbst alle Bedingungen für seine Bewegungen hat — was, nach der Analogie zu schliessen, von den in der Magenwand befindlichen Ganglienzellen bedingt ist. Diese Bewegungen werden aber in vielfacher Weise von dem centralen Nervensystem beherrscht und geregelt. In Bezug auf die hierbei gefundenen, sehr verwickelten Beziehungen verweise ich auf das von Openchowski entworfene Schema in Figur 99.

Aus demselben ist ersichtlich, dass der Magen seine motorischen Nerven teils vom Vagus, teils von sympathischen Nerven bezieht. Diese Nervenbahnen sind bis zu der Grosshirnrinde verfolgt, und zwar hat man dabei folgendes gefunden.

a. Die Cardia. 1) Von der Gegend des hinteren Paares der Vierhügel gehen konstriktorische Fasern grösstenteils durch die Vagi; einige verlaufen in sympathischen Bahnen, und zwar treten diese vom 5. bis 8. Brustwirbel aus dem Rückenmark heraus, um dann durch die beiden Splanchnici ihren weiteren Weg zu nehmen; im Brustsympathicus sind diese Fasern nur spärlich vertreten. 2) Die Cardia wird erweitert durch Nervenfasern, welche von dem Bezirke des Hirns, wo sich das vordere untere Ende des Nucleus caudatus mit dem Nucleus lentiformis verbindet, ausgehen und sich zur Vagusbahn gesellen. Auch im Rückenmark bis zum 5. Brustwirbel finden sich Centren für die Öffnung der Cardia, welche durch sympathische Bahnen zu der Cardia gelangen.



Figur 99. Die Nerven der Magenmuskulatur, nach Openchowski. Rot, die Bahnen für Cardia; Blau, die Bahnen für Magenwand; Grün, die Bahnen für Pylorus. *C*, das Grosshirn; *V*, Magen; *MO*, Kopfmark; *MS*, Rückenmark; *5—10*, Brustwirbel; *VRS*, rechter Vagus; *VS*, linker Vagus; *ND*, N. dilatator cardiae; *NC*, NN. constrictores; *a*, Auerbach'sches Geflecht; *S*, *S*, Fasern vom sympathischen Geflecht; *1*, Sulcus cruciatus; *2*, Corpus striatum; *3*, Corp. quadrigemina; *4*, Rückenmarkscentren.

b. Der Magenkörper zwischen der Cardia und dem Pylorusteil. 1) Die Gehirncentren für dessen Kontraktion liegen im Vierhügel, und die Bahnen gehen sowohl durch die Vagi als (hauptsächlich) durch das Rückenmark und strahlen im unteren Teil des Brustmarkes durch den Grenzstrang aus. 2) Hemmende Centren liegen im oberen Teil des Rückenmarkes, und ihre Bahnen verlaufen durch den Sympathicus und Splanchnicus.

c. Der Pylorus und der Pylorusteil. 1) In dem Vierhügel finden sich die Kontraktionscentren sowohl für den Pylorus als für die Pars pylorica. Die Hauptbahn ist wieder der Vagus; auch durch das Rückenmark verlaufen konstriktorische Fasern für diese Teile des Magens. 2) Das Centrum der dilatatorischen Nerven für die Cardia giebt auch eine Hemmung der Pylorusbewegung, aber keine Öffnung. Die Bahn geht durch das Rückenmark bis zum 10. Brustwirbel und dann in die Splanchnici. Im Vierhügel sind für die Pars pylorica hemmende Centren vorhanden, und von den Oliven des Kopfmarkes sind für den Pylorus Öffnungen zu erzielen; der weitere Weg geht durch das

Rückenmark. — Der dilatatorische Nerv der Cardia erweist sich unter allen Umständen als ein Schliesser des Pylorus. Öffnung der Cardia und Kontraktion des Pylorus fallen zeitlich zusammen.

b. Die Entleerung des Magens.

Nachdem durch die vereinigte Einwirkung des Magensaftes und der Magenbewegungen der Mageninhalt zu einer breiigen Masse *(Chymus)* verwandelt worden ist, ist die Aufgabe der Magenverdauung erfüllt, und nun wird der Pylorus geöffnet und der Chymus in den Darm getrieben.

Die Zeit des Aufenthaltes der Nahrung im Magen ist von der Art der zugeführten Nahrung in hohem Grade abhängig, was selbstverständlich ist, da ja die Beschaffenheit der Speise in einem sehr hohen Grade die Dauer der Verdauung im Magen bis zur Bildung des Chymus beeinflussen muss. Schon lange weiss man, dass bei flüssiger oder breiiger Nahrung kleine Portionen bereits nach 10 Minuten durch den Pylorus austreten, und neuere Beobachtungen an Hunden mit Duodenalfisteln haben ergeben, dass sich der Magen unter solchen Umständen in der Regel in kleinen Portionen und ziemlich regelmässigen Intervallen entleert. Auch bei einer konsistenteren Kost werden wahrscheinlich kleinere Portionen breiiger Beschaffenheit, je nachdem sie gebildet werden, aus dem Magen ins Duodenum getrieben. Die Hauptmenge des Mageninhaltes scheint jedoch nach beendigter Magenverdauung innerhalb einer ziemlich kurzen Zeit aus dem Magen entfernt zu werden, und zwar geschieht dies wesentlich durch ausserordentlich gewaltsame, periodisch stattfindende Kontraktionen des Pylorusteils.

Ein wahrscheinlich nicht unwesentlicher Faktor, der auf die Schnelligkeit der Magenentleerung von Einfluss ist, dürfte auch der Füllungsgrad des Duodenums sein, indem es nämlich den Anschein hat, als ob bei der Anfüllung des Duodenums die Kontraktionen des Pylorusteils weniger ausgiebig werden und also die Entleerung verzögert wird.

c. Das Erbrechen.

Das Erbrechen stellt einen abnormen Prozess dar, durch welchen der Mageninhalt statt durch den Pylorus nach aussen durch die Cardia entleert wird.

Beim Erbrechen sind mehrere Muskeln und zwar vor allem das Diaphragma und die Bauchmuskeln beteiligt. Diese kontrahieren sich auf einmal und erzeugen also einen hohen intraabdominalen Druck, der natürlich auch auf die Magenwand ausgeübt wird. Wenn die Cardia dabei geschlossen ist, so tritt kein Erbrechen ein, was am deutlichsten dadurch bewiesen ist, dass dieselbe gleichzeitige Kontraktion des Diaphragma und der Bauchmuskeln auch sonst, z. B. bei der Defäkation, gemacht wird, ohne dass ein Erbrechen erfolgt. Zum Erbrechen gehört also, dass sich die Cardia öffnet. Dagegen spielt die Magenwand an und für sich keine wesentliche Rolle, denn der ganze Magen kann durch eine Schweinsblase ersetzt und dennoch

Erbrechen hervorgerufen werden (Magendie). Doch muss bemerkt werden, dass sich der Pylorusteil des Magens beim Erbrechen sehr kräftig kontrahiert und seinen Inhalt in den Fundus vorschiebt.

Beim Erbrechen wird der Larynx sowie der Nasenrachenraum in derselben Weise als beim Schlucken abgeschlossen, und die unter einem hohen Druck aus dem Magen hervorstürzenden Massen müssen daher ihren Weg durch die Mundhöhle nehmen. Hierbei ist die Zunge nicht wie beim Schlucken erhoben, sondern herabgedrückt und rinnenförmig ausgehöhlt.

Das Erbrechen wird teils durch gewisse Arzneistoffe, teils durch Reflexe und zwar von der Zungenwurzel, dem Rachen, dem Magen, dem Darm, dem Uterus aus hervorgerufen. Auch durch die Vorstellung oder den Anblick von irgend etwas Ekelhaftem, sowie durch Gehirnerschütterung kann das Erbrechen ausgelöst werden.

Wie aus dem Erwähnten hervorgeht, wirken beim Erbrechen sehr zahlreiche Muskeln in einer genau koordinierten Weise zusammen, und die geläufigen Anschauungen über die Thätigkeit des centralen Nervensystems machen es daher sehr wahrscheinlich, dass diese Koordination durch ein spezielles Centrum (Brechcentrum) erzielt wird. Es wird auch in der That angegeben, dass beim Hunde die Zerstörung einer in der Mittellinie des Kopfmarkes liegenden, in der Gegend des Calamus scriptorius befindlichen Stelle das Erbrechen verhindert, d. h. dass diese Stelle das Brechcentrum darstellt. Dieses Centrum ist paarig und liegt in den tieferen Schichten des Kopfmarkes (Tumas). Wie es sich auch mit dem Vorhandensein dieses Centrums verhalten mag, soviel scheint jedenfalls sicher zu sein, dass Brechcentrum und Atemcentrum nicht, wie dies vielfach angenommen wird, identisch sind. Es ist allerdings richtig, dass gewisse Atmungsmuskeln am Erbrechen teilnehmen, es kommen aber soviele andere Bewegungen, die mit den Atmungsbewegungen gar nichts zu thun haben, hinzu, und bei der Atmung findet ja die gleichzeitige Kontraktion des inspiratorisch wirkenden Diaphragmas und der exspiratorisch wirkenden Bauchmuskeln niemals statt.

§ 5. Die Bewegungen des Darmes.

Die Darmbewegungen bezwecken, den Darminhalt mit den im Darm ausgegossenen Verdauungsflüssigkeiten zu mischen und ihn allmählich weiter zu treiben.

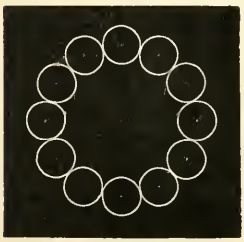
In nüchternem Zustande scheint der Darm in der Regel ruhend zu sein. Schon etwa $^1/_4$ Stunde nach dem Essen fängt der Darm an, sich zu bewegen. Ausserdem werden Darmbewegungen schon durch Schlucken, durch kurze Ätherinhalationen, durch psychische Einwirkungen, durch Applikation von Kälte auf den Bauch, sowie durch direkte Darmreizung (vgl. unten) u. s. w. hervorgerufen.

Diese Bewegungen sind zweierlei Art, nämlich erstens die sogen. peristaltische Kontraktion, d. h. eine über den Darm von Querschnitt zu Querschnitt verlaufende Kontraktion der Ringmuskelfasern des Darmes, und zweitens hin- und zurückgehende pendelartige Bewegungen einzelner Darmschlingen.

Durch Untersuchungen an Darmfisteln hat man die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Bewegung durch den Darm zu bestimmen gesucht und hat dabei sehr verschiedene Werte beobachtet, was eigentlich

von vornherein zu erwarten ist, wenn man bedenkt, in einem wie hohen Grade die verschieden grosse Füllung des Darmes und die verschiedenartige Beschaffenheit des Darminhaltes in dieser Hinsicht einwirken muss, eine Schlussfolgerung, die durch die am herausgeschnittenen Darm gemachte Beobachtung, dass eine lokal hervorgerufene Darmkontraktion nur, wenn fortgeschobener Inhalt sie vermittelt, durch den Darm fortgepflanzt wird, ihre Bestätigung findet.

Nach Beobachtungen an den Vella'schen Darmfisteln hat man für die Geschwindigkeit der Darmbewegung Werte von 1 cm in 2—10 Minuten und 1 cm in 30—40 Sekunden, letzteres nach Nahrungsaufnahme, gefunden. Nach anderen Beobachtungen würde die peristaltische Bewegung etwa in 90 Minuten den ganzen Darm des Hundes durchlaufen. Ferner hat man die Geschwindigkeit der Darmbewegung dadurch ermittelt, dass man einen an eine Schnur gebundenen Ballon durch eine Magenfistel in das Duodenum gebracht und an der Schnur die Fortpflanzungsgeschwindigkeit gemessen hat. In den obersten Abschnitten war die Geschwindigkeit höher als in den tieferen und erreichte daselbst den hohen Wert von 10—18 cm in 1 Minute, was jedoch angesichts der langen Zeit, während welcher die Nahrung im Darm verweilt, entschieden abnorm hoch ist.



Figur 100. Schema.

Die Kraft der Darmbewegung wurde bei diesen Versuchen durch dasjenige Gewicht, welches der Darm noch zu heben vermochte, bestimmt und 18 cm unterhalb des Pylorus gleich 228.5 g, 38 cm bezw. 50 cm unterhalb des Pylorus gleich 90.4, bezw. 75.5 g gefunden. Nach diesen Erfahrungen zu urteilen, nimmt also die Kraft von den oberen Darmabschnitten nach den unteren hin allmählich ab.

Bei den Kontraktionen der Ringmuskelfasern wird natürlich der Darm verengt; die Kontraktionen der Längsmuskelfasern verkürzen den Darm und erweitern ihn zu gleicher Zeit. Wir nehmen an, dass in Figur 100 die kleinen Kreise die nebeneinander stehenden Querschnitte der Längsmuskeln darstellen. Wenn dieselben sich kontrahieren, so werden sie zugleich dicker, jede Faser beansprucht also einen grösseren Raum, und die aneinander liegenden Fasern müssen also das Darmlumen erweitern. Diese Folgerung ist auch experimentell bestätigt worden (Exner).

Man kann sich die Bedeutung dieser Vorrichtung in der Weise denken, dass bei der Fortbewegung des Darminhaltes die Ringmuskelfasern bei ihrer Kontraktion den Darminhalt weiter treiben, während infolge der Kontraktion der Längsfasern die nachher folgenden (distalen) Abschnitte des Darmes sich dem Darminhalt eröffnen.

Dass die Darmbewegungen zu einem gewissen Grade vom centralen Nervensystem unabhängig sind, geht daraus hervor, dass auch der ausgeschnittene Darm sich spontan kontrahieren kann. Über die Einwirkung direkter Reize auf die Darmbewegungen liegen Beobachtungen in grosser Zahl vor. Diese zeigen unter anderem, dass sich die von einer bestimmten Stelle aus ausgelöste Darmkontraktion in beiden Richtungen durch den Darm fortpflanzt. Hierbei ist als Regel bei gewissen Tierarten die merkwürdige Thatsache zu bemerken, dass die Kontraktion sich nach oben weiter als nach unten erstreckt.

Bei Reizung mittelst eines auf die innere Darmoberfläche gebrachten Kochsalzkrystalles tritt eine, mehrere Centimeter nach oben, gegen den Magen fortlaufende Kontraktion hervor: ein Krystall von Chlorkalium bewirkt nur eine lokale Einschnürung. Wenn die motorischen Nerven der Darmwand durch Entblutung oder Bindung der Arterien getötet werden, so zeigt sich nunmehr nur eine lokale Einwirkung des Natronsalzes. Also wird die soeben erwähnte vom Natronsalz hervorgerufene, fortlaufende Kontraktion wahrscheinlich unter Vermittlung der in der Darmwand befindlichen Nervenzweige ausgeführt (Nothnagel).

Obgleich die hierher gehörigen Erfahrungen noch in mehreren Hinsichten vermehrt werden müssen, bevor wir eine befriedigende Kenntnis von den Bedingungen der Darmbewegung haben werden, scheint jedoch aus denselben mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit hervorzugehen, dass die Kontraktion des Darmes unter Vermittlung seiner motorischer Nerven erfolgt und dass sie also keine reine Peristaltik darstellt (vgl. oben S. 264).

Die Ergebnisse, welche man bezüglich der Einwirkung centrifugaler Nerven auf die Darmbewegung gewonnen hat, sind etwa folgende.

Kontraktionen der Ringmuskelfasern werden durch Reizung des Vagus erhalten. Dass diese Kontraktionen nicht allein eine Folge der Magenbewegungen darstellen, geht daraus hervor, dass sie auch nach Unterbindung des Duodenums hervortreten. Auch in dem Brust- und Bauchsympathicus hat man die Gegenwart derartiger Fasern angegeben. Durch Reizung verschiedener Teile des Gehirns sind auch Darmbewegungen erhalten worden, und zwar beim Hunde bei Reizung der motorischen Zone der Grosshirnrinde, des Thalamus, des Kleinhirns und des Kopfmarkes. Nach Ehrmann soll der Vagus die Längsfasern hemmen.

Die Kontraktionen der Ringmuskelfasern werden nach Pflüger durch den Splanchnicus gehemmt, welcher auf der anderen Seite Bewegungsnerven für die Längsmuskelfasern enthalten soll. Dieselben hemmenden Wirkungen können auch durch Reizung der Grosshirnrinde (motorische Zone) erhalten werden. Es wird angegeben, dass die hemmenden Nerven ihr Centrum im untersten Teil des Halsmarkes und im obersten Teil des Brustmarkes besitzen.

Betreffend die Innervation des Dickdarms und des Rectums haben wir folgende Angaben. Der Vagus enthält für den ersten Teil des Dickdarms motorische Fasern. Die übrigen Teile des Dickdarms und des Rectums werden von Lumbar- und Sacralnerven innerviert. Wenigstens beim Kaninchen und bei der Katze enthalten beide (die 2.—4. Lumbar- und 2.—4. Sacralnerven) hemmende und kontrahierende Nerven für die genannten Abschnitte des Darmes (sowohl für die longitudinellen als für die cirkularen Muskelfasern) sowie für den M. sphincter ani internus. Ferner bewirken die Sacralnerven Kontraktion des M. recto-coccygealis und der übrigen Längsmuskeln des Rectums.

Die Lumbarnerven gehen durch den Sympathicus zum Ganglion mesentericum inf. und von dort zum Darm; die Sacralnerven verlaufen in den sogen. NN. erigentes (Langley, vgl. S. 210).

Vierter Abschnitt.

Die Verdauung in den verschiedenen Abteilungen des Verdauungsrohres.

Nachdem wir die Eigenschaften und die Sekretion der Verdauungsflüssigkeiten sowie die Bewegungen des Verdauungsrohres kennen gelernt haben, erübrigt es noch, den Verdauungsprozess in den verschiedenen Abteilungen des Verdauungsrohres und die Bedeutung derselben zu studieren.

§ 1. Die Verdauung in der Mundhöhle.

Die wichtigste Aufgabe der Mundhöhle in Bezug auf die Verdauung ist die durch das Kauen bewirkte mechanische Zerkleinerung der genossenen Kost sowie die Mischung derselben mit dem Speichel, wodurch der zu schluckende Bissen schlüpfrig wird und also leichter die engen Schluckwege passiert (vgl. oben S. 260).

Dagegen spielt die zuckerbildende Wirkung des im Speichel enthaltenen diastatischen Enzyms nur eine sehr untergeordnete Rolle, was auch durch das Fehlen dieses Enzyms im Speichel mehrerer Tierarten angedeutet wird. Die kurze Zeit, während welcher die Nahrung in der Mundhöhle bleibt, genügt nicht, um eine in Betracht kommende Zuckerbildung aus Stärke hervorzurufen. Der Speichel wird aber mit dem Bissen verschluckt, und es liegt nahe sich vorzustellen, dass der Speichel im Magen seine diastatische Einwirkung entfalten sollte. Dies ist aber nur sehr bedingt der Fall, denn wie wir im Abschnitt II gesehen haben, bleibt das Ptyalin nur bei sehr schwach sauerer Lösung leistungsfähig, und der Säuregehalt des Magensaftes ist, nachdem die Magensekretion in vollen Gang gekommen ist, viel zu hoch, um eine weitere Wirkung des Ptyalins zu erlauben.

§ 2. Die Verdauung im Magen.

Die erste Abteilung des Verdauungsrohres, in welcher die Nahrung in einem erheblicheren Umfange chemisch verändert wird, ist der Magen. Obgleich das diastatische Enzym des Speichels, wie schon bemerkt, im Magen bald paralysiert wird, so bleiben dennoch die Kohlehydrate nicht unverändert im Magen. Bei einigen pflanzenfressenden Tieren soll der Magensaft ein diastatisches Enzym enthalten. Auch bei anderen Tieren erleidet die Stärke im Magen eine Verwandlung, indem die Säure des Magens Stärkekleister in lösliche Stärke verwandelt; aus dieser wird durch eine unter der Mitwirkung von Bakterien stattfindende saure Gärung Dextrin,

Zucker und Milchsäure gebildet. Diese Milchsäure erhöht den Säuregehalt des Mageninhaltes.

Auf das Fett scheint der Magensaft keine grössere Einwirkung auszuüben. Man hat allerdings gefunden, dass neutrale Fette im Magen in einem, wenn auch sehr geringen Umfange zersetzt werden; bei den hierher gehörigen Versuchen ist aber die Einwirkung von Bakterien nicht ausgeschlossen gewesen und die betreffende, sehr geringe Zerlegung der Fette kann jedenfalls bei der Verdauung keine Rolle spielen.

Die wichtigen Vorgänge im Magen sind also die Spaltung des Kaseïns unter der Einwirkung des Labenzyms und die Lösung des Eiweisses u. s. w. durch das Pepsin.

Der durch das Labenzym gebildete Käse wird von dem Magensaft wieder gelöst und, was besonders für die Kinderernährung sehr wichtig ist, fast die ganze Phosphormenge des Käses geht nach Versuchen in vitro wieder als organische Verbindung in die Lösung über.

Durch die Kaseïnfällung im Magen wird der Übergang dieses wichtigsten Nahrungsstoffes der Milch in den Darm verzögert.

Die Pepsin-Salzsäure löst, wie wir gesehen haben, alle Arten von wirklichem Eiweiss und ferner die beimgebenden Substanzen auf. Ebenso werden darin Sehnen (elastische Substanzen) gelöst; dagegen übt der Magensaft keine Einwirkung auf das Keratin u. s. w. aus.

Der Einfluss des Magensaftes auf die beimgebenden Substanzen scheint für die gesamte Verdauung ganz besonders bedeutungsvoll zu sein, es wird sogar angegeben, dass diese leichter und vollständiger als das Eiweiss vom Magensaft gelöst werden (Bikfalvi).

Dies steht in einem nahen Zusammenhang mit dem, was wir sonst über die Aufgabe des Magens bei der Verdauung wissen. Diese Aufgabe ist kurz die, die genossene Nahrung zu einem Brei, Chymus, zu verwandeln. Wenn dies stattgefunden hat, wird der Mageninhalt in den Darm entleert. Nun wirkt aber die soeben erwähnte besondere Fähigkeit des Magensaftes, die beimgebenden Substanzen zu lösen, ganz in dieser Richtung, denn wenn gerade die Gewebselemente, welche die Zellen u. s. w. der animalischen Nahrungsmittel zusammenhalten, im Magen gelöst werden, so werden ja diese freigemacht, und der Brei ist fertig.

Endlich ist zu bemerken, dass die Salzsäure des Magens als Antisepticum eine nicht gering zu schätzende Rolle spielt. Es ist jedoch zu bemerken, dass die antiseptische Eigenschaft des Magensaftes es bei weitem nicht vermag, sämtliche Bakterien, die mit der hinabgeschluckten Luft und mit der Nahrung in den Magen kommen, zu töten; im Gegenteil kommen Bakterien sehr zahlreich im Verdauungsrohr vor und spielen dort bei gewissen Tierarten eine sehr bedeutungsvolle Rolle, worüber Näheres bei der Darstellung der Darmverdauung.

Da die Nahrung immer eine ziemlich lange Zeit in dem Magen bleibt, bevor sie in den Darm übergeführt wird, muss der Magen in erster Linie alle schädlichen Einflüsse einer unzweckmässig zusammengesetzten Kost erdulden. Auch spricht man von gut oder schlecht verdaulichen Nahrungsmitteln, je nachdem sie mit

grösserer oder geringerer Leichtigkeit im Magen verdaut werden. Es wäre daher sehr wichtig, wenn man in dieser Hinsicht allgemein gültige Regeln aufstellen könnte. Leider ist dies aber nur sehr bedingt der Fall, denn der Magen ist ausserordentlich launenhaft, so dass das, was dem einen gut bekommt, dem andern nur schlecht bekommt. Man hat versucht, die Verdaulichkeit verschiedener Nahrungsmittel und Speisen im Magen dadurch festzustellen, dass man an Magenfistelkranken oder an Gesunden mittelst der Magensonde den Mageninhalt eine Zeit nach dem Essen zur Untersuchung herausgeholt hat. Dabei hat es sich indessen gezeigt, dass an einer und derselben Person dieselbe Kost bei verschiedenen Gelegenheiten eine sehr verschiedene Zeit zur Chymusbildung erfordert. Eine Darstellung der hierher gehörigen Resultate würde daher die Besprechung einer Menge von Einzelheiten erfordern, was indessen hier nicht möglich ist.

Da wir uns daran erinnern, dass das Fett nur in einem sehr geringen Grade im Magen verändert wird, sowie dass die Aufgabe des Magens kurz die ist, die genossene Kost unter Mitwirkung des Magensaftes und der Magenbewegungen zu verwandeln, können wir jedoch einige allgemeine Prinzipien betreffend die Verdaulichkeit der Nahrung aussprechen.

Eine zu voluminöse Nahrung ist dem Magen schädlich, denn sie erfordert, damit sie vom Magensaft ordentlich durchtränkt sein soll, eine sehr reichliche Absonderung von Magensaft, d. h. eine grosse Anstrengung der Magendrüsen, und ferner wird auch das Kneten u. s. w. dieser grossen Masse eine sehr grosse Anstrengung der Magenmuskulatur beanspruchen.

Eine schlecht gekaute Nahrung wird ebenfalls eine grössere Anstrengung des Magens erfordern, denn je grösser die hinabgeschluckten Stücke sind, um so länger wird es dauern, bevor dieselben vom Magensaft durchtränkt und gelöst werden.

Animalische Nahrungsmittel, welche derb sind, z. B. Fleisch von alten, schlecht ernährten Tieren, werden schlecht gekaut und setzen der Einwirkung des Magens einen grossen Widerstand entgegen. Je lockerer die Nahrung ist, um so leichter wird sie im Magen verdaut, daher bekommt eine breiartige Kost, Grütze u. s. w., einem kranken oder schwächlichen Magen verhältnismässig gut.

Endlich übt auch das Fett der Nahrung einen grossen Einfluss aus. Wenn dasselbe die Nahrung sehr intim durchtränkt, so bildet es eine Art von schützendem Firnis, welcher den Zutritt des Magensaftes zu den eiweiss- oder leimartigen Bestandteilen der Nahrung verhindert. Dasselbe ist der Fall, wenn das genossene Fett bei Körpertemperatur nicht flüssig wird.

Auch starke Gewürze, Alkohol u. s. w. wirken auf die Verdauung im Magen schädlich ein, teils weil sie die Magenschleimhaut zu stark reizen, teils weil sie, wie der Alkohol in grösserer Koncentration wenigstens, den Einfluss des Magensaftes auf die Nahrung in irgend einer Weise herabsetzen.

Die Verdauung im Magen wird auch durch andere Umstände beeinflusst. So wird das Digestionsvermögen des Magensaftes durch starkes Schwitzen für einige Zeit herabgesetzt; dabei nimmt gleicherzeit sowohl die Salzsäure als die absolute Menge des Magensaftes ab. Ebenso bewirkt Ermüdung durch starke Muskelarbeit eine Abnahme der Menge des Magensaftes, welcher dickflüssig, fadenziehend und stark mucinhaltig wird. Bei sehr starker Arbeit hat man sogar beobachtet, dass die Magenverdauung gänzlich aufhört.

Da der Magen die Aufgabe hat, die Nahrung in eine breiartige Masse zu verwandeln, könnte man sich von vornherein vorstellen, dass der Magen ganz entbehrt werden könnte, wenn die zugeführte Nahrung schon an und für sich diese breiartige Beschaffenheit hätte. Dies ist auch in der That der Fall.

An Hunden (Czerny) und Katzen, ja, sogar an Menschen, welche an Magenkarcinom gelitten, ist es gelungen, den ganzen Magen zu exstirpieren, ohne das Leben und die Verdauung dadurch zu gefährden. Es ist nur notwendig, die Nahrung in kleinen Portionen und sehr fein zerkleinert zu verabreichen.

Unsere Erfahrungen über die Magenverdauung und damit zusammenhängende Erscheinungen zeigen also, dass die wesentliche Aufgabe des Magens, neben der antiseptischen Einwirkung des Magensaftes die ist, die Kost in eine breiartige Masse zu verwandeln, was aber durch eine sorgfältige Zerkleinerung der Nahrung vor dem Essen ersetzt werden kann. Jedoch ist diese Rolle des Magens von einer sehr grossen Bedeutung, denn dank der Magenverdauung ist es uns möglich, für unsere Nahrung alle mögliche Nahrungsmittel zu benutzen, wir sind nicht dazu gezwungen, nur breiartige Nahrung zu geniessen, und können ausserdem unsere Nahrungsaufnahme auf einige wenige Mahlzeiten pro Tag beschränken, was nicht der Fall wäre, wenn das Essen unmittelbar in den Darm eingeführt werden sollte, denn dann könnten wir nur eine kleine Menge Nahrung auf einmal geniessen und wären also gezwungen, sehr oft, fast ununterbrochen zu essen. Es kommt noch hinzu, dass der Magen den Darm vor allzu hohen oder allzu niedrigen Temperaturen der genossenen Nahrung oder vor zu stark reizenden Substanzen schützt, indem er jene auf die Körpertemperatur bringt und diese durch den Magensaft verdünnt. Kurz, der Magen ist ein Schutzorgan des Darmes und erlaubt uns, unsere Nahrung auf eine sehr breite Basis zu stellen.

§ 3. Die Verdauung im Darm.

Die vergleichende Anatomie ergiebt, dass die Länge und Weite des Darmes in einem unverkennbaren Zusammenhang mit der Art der Nahrung verschiedener Tierarten steht. Der Darm ist also bei den fleischfressenden Tieren erheblich kürzer als bei den Pflanzenfressern; der Darm des Menschen steht hinsichtlich seiner Länge etwa in der Mitte zwischen den beiden Extremen.

Der wichtigste Teil der Verdauungsarbeit wird im Darm ausgeführt und zwar, wie es scheint, hauptsächlich unter dem Einfluss des Pankreassekretes.

Wenn der Chymus vom Magen in den Darm hineinkommt, wird er der Wirkung dieses Sekretes, der Galle und des Darmsaftes ausgesetzt.

Das Pankreassekret setzt die im Magen begonnene Umwandlung der Eiweissstoffe fort. Wie wir schon gesehen haben, ist das proteolytische Enzym des Pankreas von demjenigen des Magens wesentlich verschieden; zu dem, was wir in dieser Hinsicht schon bemerkt haben, haben wir noch hinzuzufügen, dass das Pankreassekret auf die leimbildenden Substanzen verhältnismässig schwach einwirkt (vgl. S. 229), während es die wirklichen Eiweissstoffe

sehr kräftig verdaut. Diese Thatsache steht mit dem schon hervorgehobenen Umstand, dass die Nahrung eine breiartige Beschaffenheit haben muss, um für die Verdauung im Darm geeignet zu sein, in einem sehr nahen Zusammenhang. Die eiweisslösende Wirkung des Pankreassekretes scheint durch die Galle in einer noch nicht näher bekannten Weise unterstützt zu werden.

Im Darm wird der Einfluss der Pepsinsalzsäure auf das Eiweiss schnell aufgehoben. Erstens verhindert die Galle die für die Pepsinverdauung notwendige Quellung des Eiweisses; ferner hat sie die Eigenschaft, in saurer Lösung Eiweiss, Peptone und Syntonin zu fällen, wobei das Pepsin mit dem Niederschlag aus der Flüssigkeit entfernt wird. Diese Fällung der Peptone u. s. w. durch die Galle lässt sich in vitro sehr schön demonstrieren; bei der natürlichen Verdauung scheint sie nur in einem geringen Umfange aufzutreten, denn die pepton-gallensaure Fällung wird von gallensauren Salzen und von anderen Salzen, wie Chlornatrium, milch- oder essigsaurem Natrium leicht wieder gelöst. Auch wird angegeben, dass man im Darme eines während stattfindender Verdauung getöteten Tieres keine Spur des betreffenden Niederschlages findet.

Endlich werden das Eiweiss und seine Verdauungsprodukte auch von den im Darme anwesenden Bakterien angegriffen. Nach Erfahrungen an Menschen mit Fisteln am Dünndarm ist diese Einwirkung aber nur sehr unbedeutend; damit hängt es wahrscheinlich auch zusammen, dass der Inhalt des Dünndarmes keinen fäkalen Geruch besitzt. Im Dickdarm üben die Bakterien dagegen auf das Eiweiss eine viel umfangreichere Wirkung aus, und infolgedessen entstehen dort, nebst Kohlensäure und Sumpfgas, Schwefelwasserstoff, Methylmerkaptan, Scatol, Phenol u. s. w., welche den Faeces den charakteristischen Geruch erteilen. Durch die Bakterien werden ferner im Dickdarm die Gallenfarbstoffe zersetzt und das Bilirubin in Sterkobilin, welches nach einigen Autoren mit dem Urobilin identisch sein soll, verwandelt.

Wie die Fette in dem Darm verwandelt werden, darüber ist man noch nicht ganz einig. Die wohl noch am allgemeinsten angenommene Ansicht ist folgende. Die Fette werden durch den Pankreassaft teilweise in freie Fettsäuren und Glycerin zerlegt. Die Galle erhöht die fettspaltende Wirkung des Pankreassaftes. Mit den Alkalien des Darmes bilden die freien Fettsäuren Seifen, und diese Seifen bewirken eine Emulgierung des Fettes. Bei dieser Seifenbildung spielt die Galle wegen ihrer Alkalicität eine hervorragende Rolle.

Als Stütze dieser Auffassung hat man vor allem die folgenden zwei Thatsachen in Betracht gezogen: ranziges Fett wird durch Alkalien leicht emulgiert, und die Ausnützung des Fettes im Darm wird bei Fortleitung der Galle sehr erheblich herabgesetzt. Im Gegensatz zu den übrigen Nahrungsstoffen würden die Fette also von der Darmhöhle aus nicht in Lösung, sondern in Form einer Emulsion in die Darmschleimhaut übergehen.

Bei genauerer Untersuchung der bei der Fettresorption obwaltenden Erscheinungen hat man indessen mehrere Thatsachen gefunden, welche kräftig

gegen diese Auffassung sprechen. Es hat sich gezeigt, dass beim Hunde die Reaktion im grösseren Teil des Dünndarmes, trotz sehr umfangreicher Fettresorption, eine saure ist und dass sie sich vom Pylorus bis zum Coecum erstreckt; auch beim Menschen hat der Dünndarminhalt eine saure Reaktion. Da aber diese saure Reaktion, wie es scheint, gerade durch einen Überschuss von Fettsäuren bedingt ist, liegt hierin kein Beweis gegen eine eventuelle Seifenbildung (Moore und Rockwood).

Ferner werden freie Fettsäuren, auch wenn ihr Schmelzpunkt höher als 50° C. liegt und sie also im Körper nicht flüssig werden können, im Darme sehr gut ausgenützt, was auch der Emulsionshypothese grosse Schwierigkeiten macht. — In der Höhle des Darmes findet man nie die feine Emulsion, die uns im Chylus bekannt ist, und sogar wenn Chylus in den Darm gebracht wird, ist die feine Emulsion nach 3 Stunden ganz aufgehoben, und man findet nunmehr nur grössere Fetttröpfchen von einer trüben, körnigen Masse umgeben.

Dies alles spricht kräftig gegen die Emulsionshypothese und macht es wahrscheinlich, dass die Fette in einer anderen Weise zur Resorption vorbereitet werden. Da wir nun wissen, dass freie Fettsäuren ohne Schwierigkeit und in reichlicher Menge resorbiert werden, liegt es nahe, anzunehmen, dass die Fette im Darme vollständig zerlegt und als Fettsäuren (bezw. Seifen) resorbiert werden.

Diese Anschauung, die vor allem von Altmann vertreten ist, findet keinen Widerspruch in dem, was wir über den Umfang der Fettzersetzung im Darme wissen, denn dieser ist in der That sehr gross. Dass man im Darminhalte nach Fütterung mit neutralem Fett immer unzersetztes Fett findet, beweist natürlich nichts gegen die vorliegende Auffassung, denn die freigemachten Fettsäuren werden, je nachdem sie gebildet werden, aufgesaugt und können also, wenn die Resorption gut von statten geht, niemals in grösserer Menge im Darme anwesend sein.

Wenn der Pankreas exstirpiert wird, so wird die Ausnützung des Fettes beträchtlich herabgesetzt, wenn auch nicht aufgehoben; in den Faeces findet man dabei Fettsäuren in reichlicher Menge. Dies zeigt, dass ausser dem Pankreassekret auch andere Umstände, z. B. Bakterien oder der Darmsaft, die Fette spalten.

Die durch diese Einwirkungen gebildeten Fettsäuren werden von der Galle gelöst; denn man weiss schon lange, dass die Galle und die gallensauren Salze Fettsäuren mit Leichtigkeit lösen können.

Dass die Ausnützung der Fette nach Ausschaltung der Galle sehr beträchtlich herabgesetzt wird, ist also nach dieser Auffassung sehr leicht zu verstehen. Was noch Schwierigkeit macht, ist der Umstand, dass bei aufgehobener Gallenzufuhr in den Darm dennoch eine gewisse, obgleich verhältnismässig geringe Fettmenge resorbiert wird. Wie diese Thatsache zu deuten ist, darüber kann die vorliegende Hypothese vorläufig nichts Bestimmtes sagen.

Wenn sie aber der Hauptsache nach das Richtige getroffen hätte, so wäre das Prinzip für die Umwandlung sämtlicher Nahrungsstoffe im Verdauungsrohr das gleiche: durch die Verdauung werden die Nahrungsstoffe unter hydrolytischer Spaltung in Substanzen verwandelt, welche von den in dem Verdauungsrohr befindlichen oder daselbst ausgegossenen Flüssigkeiten in Lösung gebracht werden können.

Die Kohlehydrate werden zum grössten Teil durch die im Darm stattfindenden Prozesse in lösliche Kohlehydrate verwandelt. Auch dabei spielt das Pankreas die Hauptrolle, obgleich es durch die Galle und den Darmsaft in dieser Beziehung unterstützt wird. Ausserdem üben die im Darme befindlichen Bakterien auf die Kohlehydrate eine nicht unbedeutende Wirkung aus. Dabei werden, und zwar ganz besonders im Dünndarm, unter anderem Alkohol und Milchsäure, Essigsäure und Bernsteinsäure (Nencki und seine Schüler) gebildet. Wie schon bemerkt, rührt die saure Reaktion des Darminhaltes gerade von diesen organischen Säuren her.

Die Darmbakterien haben, besonders bei den Pflanzenfressern, noch eine sehr bedeutungsvolle Rolle; durch dieselben wird nämlich die Cellulose zersetzt und also die in den pflanzlichen Nahrungsmitteln enthaltenen, von derselben eingeschlossenen Nahrungsstoffe den Verdauungsflüssigkeiten zugänglich gemacht (Tappeiner).

Dass auf der anderen Seite bei der Verdauung animalischer (Milch) oder fein präparierter vegetabilischer Nahrungsmittel (Cakes) die Beteiligung der Bakterien nicht notwendig ist, wird durch Versuche an Meerschweinchen nachgewiesen.

Die Fäulnisprozesse im Darm werden, wie schon erwähnt, im allgemeinen innerhalb sehr mässiger Grenzen gehalten. Die Ursache davon liegt teils in der Wirkung der Salzsäure des Magens, welche die Zufuhr von Bakterien zum Darm beschränkt, teils darin, dass die Nahrungsstoffe, je nachdem sie in genügendem Umfange verdaut sind, durch Resorption aus der Darmhöhle entfernt und also dem weiter gehenden Einfluss der Bakterien entzogen werden.

An Gallenfisteltieren hat man aber oft sehr intensive Fäulnisprozesse beobachtet und auf Grund dessen angenommen, dass die Galle starke antiseptische Eigenschaften besitze. Diese Schlussfolgerung ist aber nicht ganz richtig, denn erstens hat es sich bei direkten Versuchen herausgestellt, dass die Galle kein gutes antiseptisches Mittel ist, und zweitens hat man nachweisen können, dass Gallenfisteltiere, welche kein oder sehr wenig Fett, sonst aber eine genügende Nahrung bekommen, trotz der Fortleitung der Galle, in ihrem Darme keine stärkeren Fäulnisprozesse als ganz normale Tiere darbieten. Die Fortleitung der Galle ist also nicht an und für sich die Ursache der bei nicht genau geregelter Kost auftretenden intensiven Fäulnis. Vielmehr ist dieselbe aus der mangelhaften Resorption des Fettes zu erklären. Dieses liegt als ein Fremdkörper im Darm, wird nicht resorbiert und bildet einen guten Nährboden für allerlei Bakterien, welche sich riesenhaft vermehren, eine umfangreiche Fäulnis hervorrufen und dadurch schwere Darmkatarrhe erzeugen.

Ganz dasselbe zeigt sich bei neugeborenen Kindern, wenn ihnen Stärkemehl gegeben wird. Die Stärke wird in ihrem Darm nur sehr unvollständig verdaut, bleibt als Fremdkörper dort, und es entwickeln sich stinkende Diarrhöen trotz der Gegenwart von Galle im Darm.

§ 4. Das Schicksal der Verdauungsenzyme.

Wir haben bereits gesehen, dass das diastatische Enzym des Speichels im sauren Magensaft zuerst paralysiert und dann gänzlich zerstört wird.

Das Pepsin und das Labenzym werden von einer schwachen Sodalösung zerstört und zwar in Gegenwart von Trypsin schneller als sonst. Übrigens wird die Wirkung des Pepsins auf das Eiweiss im Darm dadurch aufgehoben, dass die für die Pepsinverdauung notwendige Quellung von der Galle verhindert wird. Dagegen wird die Pepsindigestion im Magen, wenigstens nicht wesentlich, durch Eintritt von Galle dahin gestört.

Das Trypsin und das diastatische Enzym des Pankreassaftes werden von dem Magensaft zerstört.

Kurz die verschiedenen Verdauungsenzyme können im grossen und ganzen nur in derjenigen Abteilung des Verdauungsrohres, wo sie ausgegossen werden, ihre verdauenden Eigenschaften entfalten; in anderen Abteilungen werden sie nicht bloss paralysiert, sondern sogar zerstört.

Im unteren Teil des Darmes wird beim Hunde auch das Trypsin vermisst.

Ausserdem werden die Verdauungsenzyme durch Resorption aus dem Verdauungsrohr entfernt und können dann im Harn nachgewiesen werden.

Der Pepsingehalt des Harns ist beim Hunger am grössten und nimmt bei der Verdauung ab. Dies ist wahrscheinlich davon abhängig, dass das bei der Verdauung abgesonderte Pepsin im Darm schnell zerstört wird, während beim Hunger das Pepsin von der Magenschleimhaut aus resorbiert wird und nicht in den Darm gelangt.

Das Trypsin wird vom Harn zerstört, ist aber als Zymogen in der Leber, in der Milz und in den Nieren nachgewiesen worden. Bei Ligatur des Pankreasganges hat man es auch im Harn in reichlichen Mengen gefunden.

Das diastatische Enzym wird in der grössten Menge nach Nahrungsaufnahme im Harn erhalten.

§ 5. Die Bildung der Faeces und die Defäkation.

Im Dickdarm wird die Verdauung, insofern noch Verdauungsenzyme vorhanden sind, fortgesetzt. Beim Hunde scheint im Dickdarm die Verdauung nur wenig bedeutungsvoll zu sein, da, wie angegeben wird, wenigstens das Trypsin schon in den unteren Abteilungen des Dünndarms zerstört wird. Bei den Pflanzenfressern spielt dagegen die Dickdarmverdauung eine grosse Rolle, was daraus ersichtlich ist, dass z. B. beim Pferd der Blinddarm etwa 2—3 mal so gross als der Magen ist.

Die Hauptaufgabe des Dickdarmes ist die, die Resorption der noch nicht resorbierten aber resorbierbaren Nahrungsstoffe zu besorgen und durch Eintrocknen des Darminhaltes demselben eine festere Konsistenz zu erteilen. Der so umgewandelte Darminhalt wird dann endlich als Faeces aus dem Körper entfernt.

Die Faeces enthalten teils Bestandteile der Nahrung, welche nicht im Darm verdaut worden sind, teils nicht resorbierte Verdauungsprodukte und Produkte der Fäulnis und der Gärung im Darm, teils Reste der Verdauungsflüssigkeiten, teils endlich Substanzen, welche durch die Schleimhaut des Verdauungskanals als Exkretionsprodukte abgegeben worden sind (vgl. oben S. 234, 258).

Die Menge der täglich abgegebenen Faeces variiert nicht unerheblich je nach der Beschaffenheit und Menge der genossenen Nahrung. Sie wird bei gewöhnlicher Kost für den Menschen auf etwa 120—150 g mit 30—37 g Trockensubstanz geschätzt.

Die vom Darme zu entfernenden Scybala sammeln sich im Dickdarm und im Rectum und werden von Zeit zu Zeit vom Körper abgegeben. Die Pflanzenfresser, bei welchen die Verdauungsarbeit ununterbrochen stattfindet, und deren Nahrung an und für sich sehr voluminös ist, haben, trotz der grossen Weite ihres Darmes, sehr zahlreiche Darmentleerungen. Bei den Fleischfressern, deren Nahrung sehr koncentriert ist, erscheinen die Fäces nur selten. Der Mensch hat täglich wenigstens eine Stuhlentleerung.

Im Rectum wird der Darminhalt durch die tonische Kontraktion der beiden Sphincteren, der MM. sphincter ani externus und internus, zurückgehalten. Da der Mastdarm nicht gerade absteigend gelagert ist, sondern eine S-förmige Krümmung zeigt, wird die von den kontrahierten Sphincteren zu tragende Last verringert.

Die Wirkung des äusseren Sphincters wird durch den M. levator ani verstärkt, weil dieser Muskel wie eine Schleife um den Mastdarm herumgreift.

Das Centrum des äusseren Sphincters *(Centrum anospinale)* liegt beim Kaninchen im Rückenmark in der Gegend der 6.—7. Lendenwirbel, beim Hunde etwa an dem unteren Ende des 5. Lendenwirbels. Er steht ferner auch unter dem Einfluss der höchsten nervösen Centren, was dadurch bewiesen wird, dass man die Thätigkeit des Sphincters willkürlich verstärken kann. Auf der anderen Seite kann der nervöse Tonus des Sphincters durch starke psychische Erregung aufgehoben werden (unwillkürliche Defäkation).

Die Defäkation wird durch einen noch nicht näher untersuchten, vom Rectum ausgelösten reflektorischen Vorgang vermittelt, bei welchem die willkürliche Einwirkung auf die dabei beteiligten Muskeln eine sehr bedeutende Rolle spielt. Die Sphincteren erschlaffen, und die Scybala werden durch Kontraktion der Mastdarmmuskulatur unter Beihilfe der Bauchpresse ausgetrieben. Dazu kann auch der M. levator ani beitragen; bei seiner Kontraktion bietet er nämlich den Längsmuskeln des Rectums Insertionspunkte dar und die von ihm bewirkte Zusammenpressung des Mastdarmes trägt, bei gleichzeitiger Erschlaffung des Sphincters und starker Wirkung der Bauchpresse, zur Entleerung des Darminhaltes bei (Henle).

Als Bauchpresse bezeichnet man den durch gleichzeitige Kontraktion des Diaphragmas und der Bauchmuskeln hervorgerufenen Druck auf die Baucheingeweide. Die Rolle derselben bei der Defäkation ist von der Konsistenz des Mastdarminhaltes abhängig. Ist dieser breiig, so erfolgt die Defäkation auch ohne Beteiligung der Bauchpresse; bei sehr festen Exkrementen genügen die im Darme selbst befindlichen austreibenden Kräfte nicht, und dann wird die Bauchpresse von grosser Bedeutung.

Litteratur. A. Gamgee, Die physiologische Chemie der Verdauung. Deutsche Ausgabe und Neubearbeitung von L. Asher und H. R. Beyer. Leipzig und Wien 1897.

ACHTES KAPITEL.

Die Aufsaugung.

Als Aufsaugung (Resorption) fassen wir alle diejenigen Prozesse zusammen, durch welche die verdauten Nahrungsstoffe aus der Höhle des Verdauungsrohres in die Schleimhaut desselben aufgenommen und von dort weiterbefördert werden.

§ 1. Die Aufsaugung an und für sich.

Nachdem Dutrochet die osmotischen Erscheinungen entdeckt hatte, glaubte man, dass die Aufsaugung der Nahrungsstoffe im Darm durch die Osmose leicht zu erklären sei. Die Verdauung bezwecke, die in der Nahrung enthaltenen Nahrungsstoffe in leicht diffusible Substanzen zu verwandeln, wenn sie nicht schon an und für sich diffusibel wären. Nachher würde dann die Aufsaugung nach den Gesetzen der Osmose stattfinden.

Eingehendere Untersuchungen der hierbei obwaltenden Erscheinungen haben indessen eine Menge Thatsachen kennen gelehrt, welche dafür sprechen, dass die Aufsaugung keinen so einfachen Prozess darstellt und dass dabei eine aktive Thätigkeit der Verdauungsschleimhaut eine wesentliche Rolle spielt.

Dieses wichtige Ergebnis geht vor allem aus den Untersuchungen über die Aufsaugung von schwachen Kochsalzlösungen und von Blutserum hervor (Heidenhain und seine Schüler). Wenn man beim Hunde in eine Darmschlinge natürliches oder durch Wasserverdunstung etwas koncentriertes Blutserum einführt, so werden, trotzdem dass hierbei die Mitwirkung osmotischer Triebkräfte ausgeschlossen ist, Wasser und Salze in nahezu demselben Verhältnisse, in welchem sie in dem eingeführten Serum vorhanden sind, aufgesogen, während die organischen Substanzen in weit geringerer Proportion an der Resorption sich beteiligen. Wird eine Kochsalzlösung, deren osmotische Spannung höher ist als die der Blutflüssigkeit, in den Darm hineingegossen, so sollte, nach den Gesetzen der Osmose, kein Wasser daraus resorbiert werden können, was indessen nicht der Fall ist. Und umgekehrt: im Darm wird Kochsalz aus einer Lösung resorbiert, in welcher die osmotische Spannung des Kochsalzes geringer ist, als die der Blutflüssigkeit. Ferner hat man gezeigt, dass, wenn die Zellen des Darmepithels durch Vergiftung mit Fluornatrium funktionell, aber nicht

anatomisch nachweisbar geschädigt werden, die Resorption sich thatsächlich in der Weise verändert, dass nun die Osmose allein die Wegführung der Flüssigkeit aus dem Darm vermittelt.

Aus diesen Thatsachen geht also hervor, dass die Resorption nicht ausschliesslich durch die Osmose bewirkt wird; wenn die Verhältnisse in Bezug auf die Koncentration der zu resorbierenden Flüssigkeit u. s. w. derartig sind, dass die Osmose bei der Überführung der Lösung aus der Darmhöhle mitwirken kann, so übt sie ihre Wirkung aus. Sie stellt aber nicht die einzige Triebkraft dar; denn die Aufsaugung findet auch dann in einem reichlichen Umfange statt, wenn die Osmose ganz ausgeschlossen ist, wenn also z. B. die in den Darm eingegossene Flüssigkeit dieselbe osmotische Spannung als das Blutserum, ja sogar wenn sie eine höhere Spannung besitzt.

Da nun dies für die indifferenten Salzlösungen sichergestellt ist, liegt es sehr nahe, anzunehmen, dass dasselbe auch für die organischen Nahrungsstoffe, welche zum Teil nur sehr schwer diffusibel sind, gelten muss.

Die Triebkraft, welche die von der Osmose unabhängige Resorption besorgt, haben wir in den zelligen Elementen der Schleimhaut des Verdauungsrohres zu suchen.

Die Resorptionsfähigkeit ist bei den verschiedenen Abteilungen des Verdauungsrohres eine sehr verschiedene. Bei einem Druck von 10 cm Wasser wird beim Hunde von einem Centimeter der Darmlänge vom Dickdarm etwa 2.1, vom unteren Teil des Dünndarms 1.3 kbcm und vom oberen Teil etwa 0.7 kbcm pro Stunde von einer 0.6 proc. Kochsalzlösung resorbiert. Der Magen absorbiert von einer solchen Kochsalzlösung fast gar nichts. Es ist auch zu erwähnen, dass die Resorptionskraft im oberen Teil des Dünndarmes durch das Fluornatrium in höherem Grade als im unteren geschädigt wird.

Der hier vorgetragenen Lehre gegenüber hat Hamburger nachzuweisen versucht, dass die Resorption von Flüssigkeiten im Darmkanale aus einem rein physikalischen Gesichtspunkte zu erklären ist. Durch molekuläre Imbibition werde ein Teil der Flüssigkeit in die Epithelzellen aufgenommen; dann setze die Flüssigkeit durch kapillare Imbibition ihren Weg durch die Bindegewebsspalten der Schleimhaut fort und werde zu einem kleinen Teil mit dem Lymphstrome mitgeführt. Grösstenteils aber werde sie durch molekuläre Imbibition in die Kittsubstanz des Kapillarendothels oder auch in die Zellen selbst aufgenommen, um durch kapilläre Imbibition in die Haargefässe hinüberzugehen. Hierbei spielt der intraintestinale Druck eine sehr wesentliche Rolle, denn wenn man den intraintestinalen Druck auf Null sinken lässt, hört die Darmresorption auf. Als Stütze dieser Auffassung führt Hamburger u. a. an, dass auch beim toten Darm eine Resorption von hyperisotonischen Kochsalzlösungen und von Serum stattfindet. Was hierbei aber von einer grossen Bedeutung erscheint, ist, dass die Geschwindigkeit der Resorption in den Versuchen am toten Darm viel geringer ist, als die von Heidenhain am lebenden Tiere beobachtete. Deswegen sind bei der vorliegenden Darstellung die Anschauungen Heidenhain's in erster Linie gestellt.

Reines Wasser wird im Magen fast gar nicht resorbiert. Wenn wässerige Lösungen von Zucker, Pepton oder stärkere Salzlösungen in den Magen gebracht werden, so werden daraus die gelösten Substanzen resorbiert und zwar um so reichlicher, je grösser der Procentgehalt an festen Stoffen bei der benutzten Lösung ist. Dabei wird auch das Wasser resorbiert. In welchem Umfange dies stattfindet, hat man noch nicht ermitteln

können, es scheint aber, dass die Wasserresorption bei Peptonlösungen am stärksten ist und dass dabei die Resorption mit der Koncentration zunimmt. Umgekehrt ist es bei den Zuckerlösungen: hier nimmt die Wasserresorption mit der Koncentration ab (v. Mehring).

Einen sehr merkwürdigen Einfluss üben allerlei örtlich reizende Stoffe (Gewürze) auf die Resorption im Magen aus. Alkohol wird in zwei Stunden bis auf die letzten Spuren resorbiert und befördert ausserdem die Resorption von anderen Substanzen. Dieselbe Wirkung haben auch Kochsalz (2 Proc.), Senföl, Pfefferminz, Pfeffer u. s. w. Die Bedeutung der Genussmittel beschränkt sich also nicht allein darauf, die Sekretion der Verdauungsflüssigkeiten zu begünstigen: sie fördern ausserdem die Resorption der verdauten Nahrungsstoffe im Magen. Ob diese Wirkung von einem reizenden Einfluss der Gewürze auf die resorbierenden Elemente der Magenschleimhaut oder von der durch dieselben bewirkten Gefässerweiterung bedingt ist, muss vorläufig als unentschieden bezeichnet werden, obgleich es den Anschein hat, dass die erstere Annahme wahrscheinlicher ist.

Ein Vergleich zwischen der Resorption im Magen und Darm ergiebt endlich die für die Auffassung der Magenfunktion wichtige Thatsache, dass der Magen ausserordentlich höhere Koncentrationen von Nährstofflösungen als der Darm verträgt. Der Magen empfängt als ein Reservoir die eingeführte Nahrung, um allmählich in gehöriger Verdünnung den breiigen Inhalt in den Darm zu entlassen. Bei der Resorption scheint aber letzterer die Hauptrolle zu spielen.

§ 2. Die Aufsaugung der Kohlehydrate.

Betreffend die Art und Weise, wie die Kohlehydrate aus der Darmhöhle entfernt werden, haben wir keine nähere Kenntnis.

Dass sie von der Darmschleimhaut hauptsächlich durch die Blutgefässe und nicht durch die Chylusgefässe weggeführt werden, geht aus mehreren Beobachtungen hervor. Nach einer kohlehydratreichen Mahlzeit ist der Zuckergehalt des Chylus nicht grösser als nach einer an Kohlehydraten armen, während dagegen das Pfortaderblut im ersten Falle eine beträchtliche Zunahme an Zucker zeigt. Heidenhain hat dieses Ergebnis verallgemeinert und nimmt also, besonders wegen der Lage der Blutgefässe in den Darmzotten, an, dass alle in Wasser löslichen Stoffe zum grössten Teil zu den Pfortaderwurzeln gelangen. Nur wenn die resorbierte Flüssigkeitsmenge sehr gross ist, tritt Zucker auch in den Chylusgefässen auf.

Dieses Ergebnis wird durch sehr interessante Beobachtungen an einem jungen Mädchen vollkommen bestätigt, das an einer Fistel der Cisterna chyli litt, und bei welchem die gesamte Chylusmenge aus der Fistel herausfloss. Bei dieser Kranken wurde nun gefunden, dass höchstens $^1/_2$ Proc. des resorbierten Zuckers in den Chylusgefässen resorbiert wurde (I. Munk und Rosenstein).

§ 3. Die Aufsaugung des Fettes.

Wegen der Leichtigkeit, durch mikrochemische Reaktionen das Fett nachzuweisen, hat man der Resorption des Fettes eine sehr grosse Aufmerksamkeit geschenkt.

Es ist schon oben (S. 278) bemerkt worden, dass das Fett wahrscheinlich nicht als Emulsion, sondern als eine von den Gallensäuren bewirkte Lösung resorbiert wird, obgleich die Frage noch nicht als vollständig entschieden angesehen werden kann.

Da nun aber der Chylus, auch nach Fütterung mit freien Fettsäuren, überwiegend neutrales Fett und nur in weit geringerer Menge freie Fettsäuren enthält, ist es sehr wahrscheinlich, dass die aus der Darmhöhle resorbierten freien Fettsäuren schon in der Darmwand wieder zu neutralem Fett synthetisiert werden, was auch dadurch bewiesen

Figur 101. Bilder der Fettresorption im Darmepithel des Frosches, nach Krehl.

wird, dass bei Digestion der zerschnittenen Darmschleimhaut mit einer Mischung von Seifen und Glycerin neutrales Fett entsteht.

Diese Synthese, ebenso wie die Resorption des Fettes aus der Darmhöhle, wird wahrscheinlich durch die zelligen Elemente der Darmschleimhaut ausgeführt, und man hat sowohl an die dort zahlreich vorkommenden Leukocyten, als an das Zottenepithel gedacht. Durch zahlreiche Untersuchungen scheint es jedoch ziemlich sicher entschieden zu sein, dass hierbei die Epithelzellen die wesentliche Rolle spielen.

Wenn man beim Frosch an Osmiumsäurepräparaten das Epithel in verschiedenen Stadien der Fettresorption untersucht, so sieht man darin alle Übergänge von staubartigen und nur graugefärbten Punkten bis zu grossen schwarzen Fettkugeln (Fig. 101 A bis C). Bei den Säugetieren tritt das Fett unter gewissen früheren Stadien der Resorption nicht in Form von geschwärzten Vollkörnern, sondern von kleinen schwarzen Kreisen mit hellem Centrum auf. Diese Kreise nehmen im weiteren Verlauf der Resorption an Grösse und Farbenstärke zu. In diesem Verhalten hat man mit Recht eine neue Stütze für die Ansicht gesehen, dass das Fett als eine Lösung von Fettsäuren, welche dann zu Neutralfett synthetisiert werden, in der Darmwand aufgenommen wird.

Betreffend das weitere Schicksal des resorbierten Fettes nimmt man an, dass es sich innerhalb des Parenchymes der Darmzotten nur in pericellulären, mit Flüssigkeit gefüllten Räumen bewegt, welche durch die Bindegewebebalken des Stromanetzes voneinander unvollständig abgegrenzt werden.

Dass das Fett nachher, zum grossen Teil wenigstens, in die Chylusgefässe gelangt und zum Brustgang geführt wird, weiss man schon lange. Neuere Erfahrungen haben indessen gezeigt, dass ein nicht ganz geringer Teil des Fettes auch zu den Blutgefässen des Darmes geht. An der schon oben erwähnten Kranken mit Fistel an der Cisterna chyli hat man beobachtet, dass nur etwa 60 Proc., bei Fütterung mit freien Fettsäuren noch weniger, des resorbierten Fettes im Chylus wiedergefunden wurde. Also hatten etwa 40 Proc. den Weg durch die Pfortader genommen.

§ 4. Die Aufsaugung der Eiweissstoffe.

Sowohl das Pepton als auch die Albumosen sind durch vegetabilisches Pergament diffusibel, jenes in einem höheren Grade als diese, jedoch ist auch das Pepton viel weniger diffusibel als z. B. Traubenzucker oder Chlornatrium.

Eine nähere Kenntnis darüber, wie die verdauten Eiweissstoffe aus der Darmhöhle resorbiert werden, besitzen wir allerdings noch nicht; ex analogia zu schliessen, ist es am wahrscheinlichsten, dass sie durch aktive Thätigkeit der zelligen Elemente der Schleimhaut stattfindet. Was besonders für eine derartige Auffassung spricht, ist der Umstand, dass die resorbierten Verdauungsprodukte des Eiweisses schon in der Darmschleimhaut zu Eiweissstoffen derselben Art wie den im Blute vorkommenden verwandelt werden. Wenn man nämlich Blut durch die Gefässe eines überlebenden Darmes leitet, in dessen Höhle eine Peptonlösung eingeführt worden ist, so wird das Pepton resorbiert, im Blut kann aber kein Pepton nachgewiesen werden. Während der Verdauung nach einer eiweissreichen Mahlzeit enthält das Pfortaderblut nicht mehr Pepton als das Blut in der Carotis.

Diese Umwandlung des Peptons geschieht aller Wahrscheinlichkeit nach unter Vermittlung von Zellen, die zu gleicher Zeit die Resorption des Peptons u. s. w. aus der Darmhöhle besorgen. Man hat angenommen, dass hierbei vor allem die Leukocyten der Verdauungsschleimhaut thätig sind. Unter den Beweisgründen, welche für diese Ansicht angeführt worden sind, ist der folgende der wichtigste. Schon eine Stunde nach einer eiweissreichen Mahlzeit ist (beim Hunde) die Zahl der Leukocyten im Pfortaderblut beträchtlich gesteigert, und erreicht ihr Maximum etwa während der dritten Verdauungsstunde. Dagegen wird diese Zunahme vermisst, wenn das Tier Wasser, Fleischextrakt, Kochsalz, Stärke oder Fett, aber kein Eiweiss bekommt. Für die Bedeutung der Leukocyten bei der Resorption des Eiweisses scheint noch der Umstand zu sprechen, dass, während die Zahl derselben bei hungernden Tieren in den Arterien und Venen des Darmes gleich gross ist, dieselbe, bei der Resorption von Eiweiss, in den Venen beträchtlich grösser ist, als in den entsprechenden Arterien (Pohl).

Die Abfuhrwege des Eiweisses aus dem Darm stellen fast ausschliesslich die Pfortaderwurzeln dar. Bei der oben erwähnten Kranken konnte nach einer eiweissreichen Mahlzeit keine Zunahme der Eiweissmenge in dem aus der Fistel hervortretenden Chylus nachgewiesen werden.

In diesem Zusammenhange sind auch die Versuche von Ogata zu erwähnen, bei welchen die Resorption des Eiweisses bei Fleischfütterung untersucht wurde, einmal wenn das Fleisch per os gefüttert, das andere mal, wenn es durch eine Magenfistel direkt in das Duodenum gebracht wurde. Als Ausdruck der Resorption wurde die N-Abgabe im Harn bestimmt. Es zeigte sich, dass bei direkter Einführung des Fleisches in das Duodenum die N-Abgabe viel schneller anstieg und erheblich stärkere Variationen zeigte, als wenn das Fleisch zuerst die Verdauung im Magen zu erleiden hatte. Da wir nun wissen, in welchem hohen Grade die Eiweissumsetzung von der Zufuhr aus dem Darme abhängig ist, so folgt hieraus, dass die Resorption des Eiweisses viel schneller erfolgt, wenn es direkt in den Darm gebracht wird, als wenn es zuerst den Magen passieren muss. Zu dem, was wir schon früher über die Bedeutung des Magens kennen gelernt haben, haben wir also noch zuzufügen, dass durch denselben die Resorption des genossenen Eiweisses gleichmässiger verteilt wird, als wenn die Nahrung mit Umgehen des Magens direkt in den Darm eingeführt wird.

§ 5. Die Aufsaugung der Aschenbestandteile.

Da sogar leicht diffusible Salze, wie das Kochsalz, nach den oben dargestellten Erfahrungen wesentlich durch aktive Thätigkeit der Zellen in der Verdauungsschleimhaut resorbiert werden, muss dasselbe a fortiori auch mit den schwer diffusiblen Salzen der Fall sein.

Um die Aufsaugung von Wasser und in Wasser löslichen Substanzen näher zu verfolgen, hat man eine Lösung von Methylenblau in eine Darmschlinge eingeführt und danach die Schleimhaut mikroskopisch untersucht. Dabei hat man das Pigment teils in den Epithelzellen, teils zwischen ihnen vorgefunden, was darauf deutet, dass die Resorption hier sowohl intra- als interepithelial stattfindet (Heidenhain).

Die löslichen Salze werden dann, gleichwie die Kohlehydrate, wesentlich durch die Pfortader weiter gefördert; nur wenn die resorbierte Flüssigkeitsmenge gross ist, tritt ein Teil davon auch in die Lymphgefässe über.

Eine besondere Beachtung verdient die Aufsaugung von Eisenverbindungen.

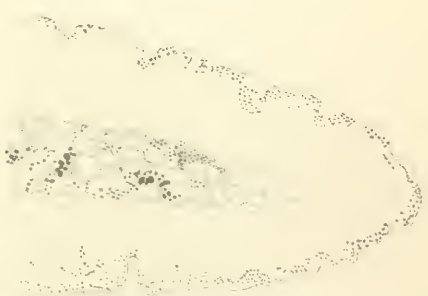
Nachdem man lange Zeit durch Darreichung verschiedener anorganischer Eisenpräparate sehr gute Erfolge bei der Behandlung von Chlorose beobachtet hatte und auf Grund dessen fest überzeugt war, dass diese Präparate wirklich im Darm resorbiert wurden, stellte Bunge die Lehre auf, dass das gesamte Eisen, das dem Blute zugeführt wird und die Quelle des im Hämoglobin enthaltenen Eisens darstellt, ausschliesslich komplicierten eiweissartigen Verbindungen, Haematogenen, entstammt, welche bei dem Lebensprozess der Pflanzen gebildet werden. Solche nukleoalbuminartige Eisenverbindungen kommen auch im Eigelb u. s. w. vor. Dass Eisenpräparate bei der Chlorose entschieden von grossem Nutzen sind, wollte Bunge nicht verneinen, erklärte aber diese Thatsache durch die Hypothese, dass die anorganischen Eisenverbindungen hierbei in irgend einer Weise die organischen vor Zersetzung im Darme schützen und also verhindern, dass das in denselben enthaltene Eisen davon abgespalten wird. Andere Autoren haben in dieser Hinsicht andere Hypothesen aufgestellt, und in der letzten Zeit hat Bunge den therapeutischen Erfolg des Eisens sogar durch eine Suggestion zu erklären versucht.

Indessen scheint aus den neueren Untersuchungen mit grosser Bestimmtheit hervorzugehen, dass auch sogen. anorganische Eisenverbindungen im Darme aufgesogen werden und zwar durch eine Thätigkeit der Epithelzellen der Darmschleimhaut (Kunkel, Mc. Callum, Hall, Hochhaus & Quincke u. a.; vgl. Fig. 102). Diese würden dann das aufgenommene Eisen teils an Leukocyten, teils an die Blutflüssigkeit abgeben.

Das resorbierte Eisen gelangt zum Teil wenigstens in den Ductus thoracicus (Gaule).

Nach Mac Callum und Hall wird das Eisen, wenn die dargereichte Menge gering ist, nur in dem obersten Teil des Duodenums resorbiert; bei grösseren Gaben scheint die Eisenresorption auch in den unteren Teilen des Dünndarmes stattzufinden. Diese Thatsache kann entweder davon bedingt sein, dass das Epithel der unteren Darmabschnitte zur Resorption von Eisen weniger befähigt ist, oder dass das Eisen bei seiner Wanderung durch den Darm unter dem Einfluss der Darmsekrete und der Fäulnis in nichtresorptionsfähige Formen (Schwefeleisen z. B.) übergeht.

Bezüglich der Absorption von Calcium- und Strontiumsalzen wird dem entsprechend von Rajdnitz angegeben, dass sie hauptsächlich im Duodenum stattfindet.



Figur 102. Duodenum, Maus, nach Hochhaus und Quincke. Schnitt mit Schwefelammonium behandelt. Die schwarzen Körner stellen das resorbierte Eisen dar. Das Tier hatte 9 Tage Carniferrinkäse mit 3 Proc. Fe erhalten. (Das Carniferrin ist ein phosphorsäure- und eisenhaltiges Derivat der aus dem Fleischextrakt isolierten Fleischsäure: $C_{11}H_{15}N_3O_7$).

Über das weitere Schicksal des Eisens im Körper besitzen wir unter anderem folgende Angaben. Das im Körper enthaltene Eisen lässt sich zum Teil durch gewisse mikrochemische Reaktionen (Behandlung mit Schwefelammonium oder mit Ferrocyankalium und Salzsäure) aus seinen Verbindungen abspalten; ein anderer Teil des Eisens steckt aber in sehr festen Verbindungen, in welchen es nur durch Zerstörung derselben nachgewiesen werden kann. Zu diesen gehört vor allem das Hämoglobin. Das in diesen Verbindungen enthaltene Eisen stellt den eigentlichen aktiven Fe-Bestand des Organismus dar, während das andere Eisen nur ein Übergangszustand ist, in den das Eisen beim Ein- und Austritt aus dem Körper gerät (Hall).

Von den bei künstlicher Eisenzufuhr resorbierten Eisenmengen wird ein Teil verwendet, um den durch Stoffwechsel angegriffenen Vorrat an festgebundenem Eisen (Hämoglobin u. s. w.) wieder zu ergänzen bezw. zu steigern, ein anderer Teil wird in der Milz und Leber abgelagert. In der Milz kommt das Eisen als Einschluss in den Pulpazellen vor (Hall). Nach Nasse stellen die Eisenverbindungen der Milz Produkte dar, welche durch Umwandlung der roten Blutkörperchen entstanden sind. Die eisenhaltigen Substanzen in der Leber sind teils Nukleïne (Hepatin, Zaleski) oder Albuminate (Ferratin, Schmiedeberg), teils salzartige Verbindungen (Woltering).

Auch bei vollkommen eisenfreiem Futter findet eine regelmässige Ausscheidung von Eisen aus dem Körper statt und zwar hauptsächlich durch die Galle und durch die Schleimhäute des Coecums und Colons; doch scheinen die einzelnen Darmteile je nach der Tierspecies in verschiedenem Grade an der Ausscheidung beteiligt zu sein. Die Aus-

scheidung im Darm scheint durch Auswanderung von Leukocyten und Abstossung von Epithelien stattzufinden. Bei gewissen Tieren nimmt auch die Niere an der Ausscheidung teil (Hall, Hochhaus und Quincke).

§ 6. Anhang. Die Wirkung der Verdauungsprodukte, wenn sie direkt ins Blut eingespritzt werden.

Wir haben gesehen, dass diejenigen Produkte, welche bei der Verdauung aus den eingeführten Nahrungsstoffen gebildet werden, bevor sie ins Blut kommen, in der Verdauungsschleimhaut und möglicherweise auch in den Mesenterialdrüsen zu anderen Substanzen verwandelt werden. Es ist von Interesse zu untersuchen, wie sich diese Produkte verhalten, wenn sie direkt in das Blut eingespritzt werden.

Wenn Pepton in das Blut eingespritzt wird, so verliert das Blut sein Koagulationsvermögen, der Gefässtonus nimmt erheblich ab und bei dem Tier (Hund) entwickelt sich ein von schnarchender Atmung, auffallender Schlaffheit und Widerstandslosigkeit in den Gliedern begleiteter soporöser Zustand. Bei der Obduktion solcher Tiere findet man Blutungen im Mesenterium, zuweilen auch in der Bauchhöhle, Hyperämie und Hämorrhagien in vielen Organen, Hirnanämie (Schmidt-Mühlheim).

Das eingespritzte Pepton bleibt aber nicht lange im Blute. Schon einige Minuten nach der Injektion kann es dort nicht mehr nachgewiesen werden (Schmidt-Mühlheim, Fano und andere). Es liegt am nächsten, anzunehmen, dass das Pepton im Blute selbst verwandelt wird. Dies ist jedoch nicht der Fall, denn bei Digestion von Blut mit Pepton in vitro verschwindet es nicht. Über die Art und Weise, wie dies stattfindet, darüber sind die Autoren noch nicht ganz einig. Zum Teil wird es durch die Nieren und den Darm abgegeben; aber auch nach Bindung der Nieren- und Darmarterien verschwindet es aus dem Blut. Hierbei spielt die Leber eine wichtige Rolle, und es ist möglich, dass jede lebende Zelle das Vermögen besitzt, das Pepton zu zerstören (Denys und Poot).

Auch die Seifen wirken als ein Gift, wenn sie direkt in das Blut eingeführt werden. Als I. Munk Natronseifen in Mengen, entsprechend 0.11—0.13 g Ölsäure pro Kilogramm Körpergewicht, an Kaninchen einspritzte, fand er, dass die Tiere unter Symptomen geschwächter Herzthätigkeit und vermindertem respiratorischen Gasaustausch starben. Ferner wirkten sie ganz wie das Pepton narkotisierend und verhinderten wesentlich die Koagulation des Blutes. Versuche an Hunden ergaben dasselbe. Bei Einspritzung von Seifen in die Pfortader war die Giftwirkung beträchtlich schwächer. Die Leber muss also entweder die Seifen zum Teil festhalten und dem allgemeinen Kreislauf entziehen, oder sie auch in unschädliche Substanzen verwandeln.

NEUNTES KAPITEL.

Die Atmung.

Die Aufgabe der Atmung ist, den respiratorischen Gasaustausch zu besorgen. Dies findet dadurch statt, dass das Blut während seines Laufes durch die Lungen von der Alveolarluft Sauerstoff aufnimmt und gasförmige Zersetzungsprodukte, vor allem Kohlensäure, an die Alveolarluft abgiebt. Um der Alveolarluft Sauerstoff zuzuführen und dieselbe von den Zersetzungsprodukten zu befreien, findet durch die Atembewegungen eine stetige Ventilation der Lungen statt. Wir haben also zu untersuchen die Atembewegungen und den respiratorischen Gaswechsel in den Lungen.

Erster Abschnitt.

Die Atembewegungen.

§ 1. Die Lungenelasticität und der intrathorakale Druck.

Im Brustkasten sind die Lungen luftdicht eingeschlossen, so dass sich zwischen ihnen und der Brustwand, resp. den in der Brusthöhle eingeschlossenen Organen, keine Luft findet. Da nun die Lungen hohle Säcke mit elastischen Wänden darstellen, so ist es einleuchtend, dass sie sich bei jeder Erweiterung des Brustkastens erweitern und bei jeder Verengerung desselben verengern müssen. Da ferner die Lungen durch die Luftwege mit der äusseren Luft in Verbindung stehen, so folgt, dass im ersten Falle Luft in die Lungen hineingesaugt, im zweiten Falle aus den Lungen herausgetrieben werden muss. Jene Phase der Atmung heisst Einatmung (Inspiration), diese Ausatmung (Exspiration).

Im statischen Zustand des Brustkastens wirkt der volle atmosphärische Druck auf die Innenfläche der Alveolen ein, denn diese stehen ja durch die Luftwege mit der äusseren Luft ununterbrochen in Verbindung. Mittelbar durch die Alveolen hindurch wirkt der Luftdruck auf die innere Brustwand und auf die zwischen derselben und den Lungen liegenden Organe, das Herz,

den Oesophagus u. s. w. Da nun die Lungen elastisch sind, wird ein Teil des Luftdruckes darauf verwendet, dieselben zu entfalten, und der auf die innere Brustwand wirkende Druck muss also kleiner als der atmosphärische Druck sein, und zwar um so viel, als zum Entfalten der Lungen nötig ist. Der intrathorakale Druck ist also negativ.

Je mehr der Brustkasten erweitert wird, ein um so grösserer Teil des Luftdruckes wird zum Entfalten der Lungen verbraucht und um so kleiner wird der intrathorakale Druck.

Um den intrathorakalen Druck zu bestimmen, hat man folgende Methoden benutzt.

Man bindet an einer Leiche ein Manometer endständig in die Trachea und eröffnet dann die Brusthöhle, ohne die Lungen zu beschädigen. Da nun der Druck von innen und von aussen der gleiche ist, ziehen sie sich vermöge ihrer Elasticität zusammen und das Manometer giebt den Druck an, den sie dabei entwickeln. Selbstverständlich ist der Druck, welcher zum Entfalten der Lungen auf das ursprüngliche Volumen nötig ist, derselbe, als der bei der Zusammenziehung der Lungen entwickelte. Je nachdem man den Brustkasten vor Eröffnung desselben mehr oder weniger erweitert hat, erhält man beim Zusammenfallen der Lungen verschiedene Druckwerte, die natürlich um so grösser sind, je mehr der Brustkasten in die Inspirationsstellung gebracht worden ist (Donders).

Man kann auch am lebendigen Tiere den intrathorakalen Druck bestimmen, wenn man durch ein schlitzförmiges Loch, unter Vermeidung des Luftzutrittes, eine abgeplattete Kanüle in die Pleurahöhle hineinführt (Fredericq).

Auch hat man zu diesem Zwecke eine in den Oesophagus hineingeführte Sonde benutzt. Diese Methode eignet sich zur Registrierung der Atmung sehr gut, ist aber für absolute Bestimmungen nicht genügend; es ist ja allerdings wahr, dass der Oesophagus bei Zunahme des negativen Druckes erweitert wird und bei Abnahme desselben zusammenfällt; seine Wand ist jedoch an und für sich so dick, dass sie der Erweiterung einen gewissen Widerstand leistet, infolgedessen der ganze intrathorakale Druck sich nicht auf die Oesophagussonde fortpflanzen kann (Rosenthal).

Nach der ersten Methode hat man für den intrathorakalen Druck beim Menschen gefunden: bei normaler Exspirationsstellung — 5 bis 6 mm Hg, bei der gewöhnlichen Inspiration etwa — 8 bis 9 mm Hg, bei tiefster Inspiration — 30 mm Hg.

Bei offener Stimmritze wird in den Pleurahöhlen der Druck nimmer positiv. Wenn man aber die Glottis schliesst und dann eine Exspirationsbewegung macht, wodurch die in den Lungen eingeschlossene Luft komprimiert wird, so kann der intrathorakale Druck positiv werden. Aber auch in diesem Falle ist der Druck in den Lungen grösser als in den Pleurahöhlen, denn auch jetzt wird ein Teil des Luftdruckes zum Entfalten der Lungen verwendet.

Von der Bedeutung der Ansaugung in der Brusthöhle für den Kreislauf haben wir schon gesprochen (vgl. S. 156). Auch bei der Atmung spielt sie eine sehr grosse Rolle. Denn durch dieselbe wird die von den inspiratorisch wirkenden Muskeln zu leistende Arbeit wesentlich erhöht, während auf der anderen Seite die Exspiration dadurch begünstigt wird. Da nämlich der auf die innere Brustwand wirkende Luftdruck niedriger als der auf die äussere Brustwand ausgeübte atmosphärische Druck ist, so wird jede Erweiterung des Brustkastens von einer Kraft gehemmt, welche der Differenz zwischen dem Aussen- und dem

Innendrucke entspricht. Wenn der zum Entfalten der Lungen nötige Druck gleich 8 mm Hg ist, so ist bei einem äusseren Druck von 760 mm Hg der Innendruck nur 752 mm Hg. Gegen die inspiratorische Erweiterung des Brustkastens wirkt also ein Widerstand, der an allen bewegten Punkten der Brustwand gleich 8 mm Hg ist und welcher bei fortschreitender Erweiterung immer mehr zunimmt. Dass das exspiratorische Zusammenfallen der Brustwand durch denselben Umstand begünstigt wird, ist ohne weiteres einleuchtend.

§ 2. Die Inspiration.

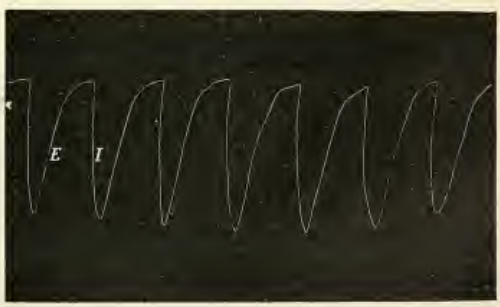
Die Erweiterung der Brusthöhle wird in zweierlei Weise bewirkt, nämlich teils durch Hebung der Rippen, teils durch Kontraktion des Zwerchfells.

a. Die Registrierung der Atembewegungen.

Einige der hierzu benutzten Methoden bezwecken, die Bewegungen der Brustwand oder des Zwerchfelles aufzuzeichnen. Sowohl beim Menschen als bei Tieren können erstere dadurch registriert werden, dass man mittelst eines Gurtes eine zweckmässig gestaltete Aufnahmekapsel (Fig. 103, ein Metallcylinder k, dessen Bodenflächen mit Kautschukmembranen [m^1] überzogen sind) an der Brustwand befestigt und die bei den Bewegungen der Brustwand darin erscheinenden Druckschwankungen auf eine Registrierkapsel überträgt. Figur 104 stellt eine auf diese Weise erhaltene pneumographische Kurve dar.

Figur 103. Pneumograph von Marey.

Durch ein kleines Loch an der oberen Grenze der vorderen Bauchwand wird ein löffelförmig gekrümmtes Instrument zwischen das Zwerchfell und die Leber gebracht und dessen von den Bewegungen des Zwerchfelles hervorgerufene Bewegungen in geeigneter Weise aufgezeichnet (Phrenograph von Rosenthal).



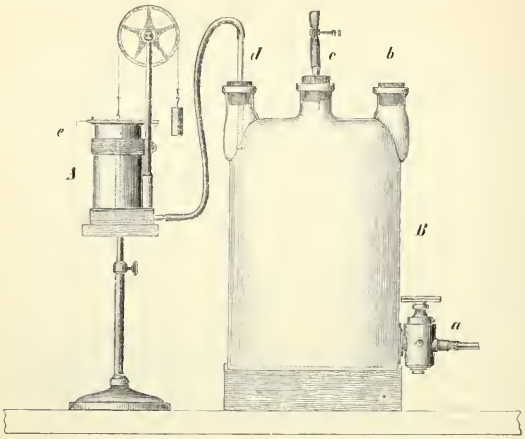
Figur 104 Pneumographische Kurve vom Menschen, nach Langendorff. Von links nach rechts zu lesen. E, Exspiration; I, Inspiration.

Nach anderen Methoden registriert man die in- und exspirierte Luftmenge. Zu diesem Zwecke macht man (an Tieren) die Tracheotomie und verbindet die Trachea mit einer genügend grossen Vorlage (Fig. 105 B), die ihrerseits mit einer Mareyschen Registrierkapsel, oder besser mit einer kleinen, in jeder Lage äquilibrierten und in Wasser gehenden Glocke (Spirometer, Figur 105, A) oder einem ähnlich eingerichteten Kasten (Aëroplethysmograph von Gad) kommuniciert. In Figur 106 ist eine mit dem in Figur 105 abgebildeten Apparat geschriebene Atmungskurve reproduciert.

Auch können die Variationen des intrathorakalen Druckes zur Registrierung der Atembewegungen benutzt werden (vgl. S. 292).

b. Die Bewegungen der Rippen.

Die zwölf Rippen sind dünne, teils knöcherne, teils knorpelige Spangen, welche jederseits von den Seiten der Brustwirbel ausgehen und in einem lateralwärts konvexen Bogen den Brustraum umgrenzen und zwar in der Weise, dass ihr vorderes Ende tiefer



Figur 105. Apparat zur Registrierung der Atmung. *B*, Vorlage; *A*, Spirometer; *e*, Schreibspitze. Die Trachea des Tieres wird mit *a* vereinigt. Die Öffnungen *b* und *c* dienen dazu, die Vorlage zu ventilieren.

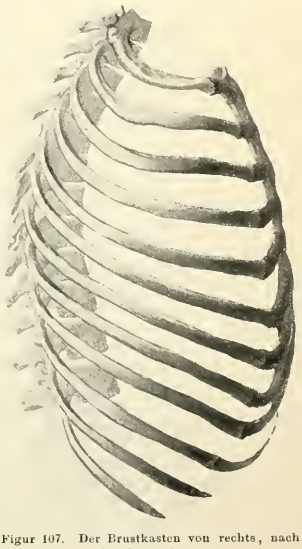
steht als das hintere Ende. Die oberen sieben Rippenpaare sind vorn neben der Mittellinie direkt am Brustbein befestigt, während die unteren fünf Rippenpaare nur mittelbar mit dem Brustbein in Verbindung treten oder ganz frei endigen.

Figur 106. Atemkurve vom Kaninchen. Von rechts nach links zu lesen. Inspiration nach unten. Die untere Linie bezeichnet Sekunden.

Die Rippen sind durch je zwei Gelenkverbindungen mit den Brustwirbeln verbunden, indem sie sich nämlich sowohl in den Foveae costales der Wirbelkörper als in den Foveae costales transversales bewegen. Infolgedessen werden die Axen, um welche sich die Rippen bei ihren Bewegungen drehen, durch die gegenseitige Lage der betreffenden Gelenkflächen bestimmt. Nach LANDERER liegen die Rippenaxen von der ersten bis zur zehnten Rippe in horizontalen Ebenen, sind aber nicht parallel, da die Winkel, in welchen die Axen der verschiedenen Rippen zu der Medianebene stehen, nicht gleich gross sind.

Der betreffende Winkel ist für die erste Rippe etwa 80° und nimmt von der ersten bis zur zehnten Rippe in annähernd regelmässiger Weise bis auf etwa 44° ab. Hieraus folgt die für die Untersuchung der Rippenbewegungen sehr wichtige, auch durch direkte Beobachtungen bestätigte Thatsache, dass von einer Parallelführung der Rippen auch nicht entfernt die Rede sein kann. Die Drehungsaxen der zwei letzten Rippen neigen sich um etwa 10° bezw. 20° zur Horizontalen, und ihre Kreuzungswinkel mit der Medianebene betragen 50° bezw. 55°.

Wenn sich die Rippen um ihre Axen erheben, werden, wie man sich an einem entsprechend gekrümmten Draht leicht überzeugen kann, erstens die Entfernung des vorderen Rippenendes von dem Rückgrat vergrössert, und zweitens die Seitenteile der Rippen nach aussen geführt. Durch die Rippenerhebung wird also die Brusthöhle sowohl in sagittaler als in transversaler Richtung vergrössert. In welchem Umfang diese Vergrösserung bei den einzelnen Rippenringen stattfindet, ist von der Neigung der betreffenden Rippen und von dem Kreuzungswinkel der Axe und dem Medianplane bedingt. Je grösser die Neigung ist, um so grösser wird, bei gleicher Länge der Rippen, die sagittale Vergrösserung der Brusthöhle, und je kleiner der Kreuzungswinkel, um so grösser ist die transversale Vergrösserung.



Figur 107. Der Brustkasten von rechts, nach Spalteholtz.

Bei der Hebung und dem Vorstoss der Rippen wird natürlich das Brustbein nach vorn geschoben, was nur dadurch bewirkt werden kann, dass es um eine horizontale, durch das obere Ende des Manubriums gehende Axe gedreht wird. Da nun ferner der Grad der Entfernung von der Wirbelsäule, bezw. der Annäherung, bei den verschiedenen Rippen ungleich ist, so werden teils die einzelnen Teile des Brustbeins gegeneinander geknickt, teils auch, und zwar hauptsächlich, die Rippenknorpel einer Drehung unterworfen.

Hierdurch entstehen natürlich Widerstände für die Hebung der Rippen, welche nebst dem von der Schwere und dem schon besprochenen negativen Druck in der Brusthöhle bedingten Widerstand von den Inspirationsmuskeln überwunden werden müssen.

Wenn die Rippen durch irgend welche Kraft aus ihrer Gleichgewichtslage gebracht worden sind und die betreffende Kraft aufhört zu wirken, so gehen sie vermöge der eben genannten Umstände von selbst wieder in ihre Ruhelage zurück.

Da also die Hebung der Rippen eine Erweiterung des Brustkastens darstellt, können wir als inspiratorische Muskeln alle diejenigen Muskeln bezeichnen, welche durch ihre Kontraktion die Rippen heben. Damit ist aber nicht gesagt, dass diese Muskeln bei der Inspiration in der That auch einwirken oder dass sie es immer thun.

In Bezug auf die Respirationsmuskeln müssen wir nämlich ganz ausdrücklich bemerken, dass einige nur in seltenen Ausnahmefällen bei der Inspiration thätig werden, während bei der natürlichen, ruhigen Atmung nur gewisse Muskeln beteiligt sind.

Zu den bei der ruhigen Atmung thätigen Inspirationsmuskeln gehören wahrscheinlich: 1) Die Levatores costarum longi und breves. Diese Muskeln inserieren sich ganz nahe an dem hinteren Ende der Rippen und können also auch bei geringer Kontraktion sehr ausgiebige Bewegungen der vorderen Rippenenden bewirken (Traube, Rosenthal). 2) Die Scaleni; diese Muskeln heben die zwei obersten Rippen; da diese durch das Brustbein und die Interkostalmuskeln mit den übrigen Rippen verbunden sind, muss die ganze Brustwand bei ihrer Kontraktion gehoben werden (Duchenne).

Bei angestrengter Atmung treten in Wirksamkeit: die Serrati postici superiores, und bei höchster Atemnot: die Sternocleidomastoidei, welche bei fixiertem Kopf den Brustkasten heben; die Pectorales minores, welche bei fixierter Scapula die 3.—5. Rippe heben; ferner die Serrati antici magni, die Pectorales majores und die Subclavii (Duchenne).

Inwiefern die Interkostalmuskeln bei der Rippenhebung mitwirken, darüber hat man seit Galen die verschiedensten Meinungen ausgesprochen. Nach einigen wären sowohl die Externi als die Interni Inspirationsmuskeln, nach anderen stellen alle beide Exspirationsmuskeln dar; andere glauben, dass die Interni exspiratorisch und die Externi inspiratorisch wirken, während endlich auch die Ansicht aufrecht erhalten wird, dass diese Muskeln nur da sind, um die Spannung in den Interkostalräumen zu regulieren und den Thorax um seine Längsaxe zu drehen. Die Beobachtungen über die Wirkung eines Zuges, je nachdem er in der Richtung der äusseren oder der inneren Intercostalmuskeln geübt wird, haben bei verschiedenen Autoren verschiedene Ergebnisse geliefert, und das so berühmte Schema von Bamberger (1727) hat nur die Diskussion auf Irrwege gebracht, indem es voraussetzt, dass sich die Rippen nicht um Axen, sondern um einen Punkt bewegen, sowie dass die Bewegungen der verschiedenen Rippen parallel erfolgen. Sogar die direkten Beobachtungen am lebenden Tiere haben keine übereinstimmenden Resultate ergeben. Jedoch scheint es nunmehr ziemlich sicher zu sein, dass die äusseren, sowie der zwischen den Rippenknorpeln verlaufende Teil der inneren Interkostalmuskeln Rippenheber sind, während der übrige Teil der inneren Muskeln die Rippen hinabzieht. Ob die respiratorische Wirkung der Interkostalen bei der gewöhnlichen, ruhigen Atmung stattfindet, oder ob diese nur bei Atemnot thätig sind, ist noch nicht bestimmt entschieden.

c. Die Bewegungen des Zwerchfells.

Das Zwerchfell entspringt an dem ganzen inneren Umfange des unteren Brustkorbrandes (von der Innenfläche des Processus xiphoideus, von der Innenfläche der sechs untersten Rippen, von der Wirbelsäule und dem hinteren Teile der zwölften Rippe); seine Fasern konvergieren gegen die Axe des Körpers und heften sich an die in dem Mittelpunkte des Muskels gelegene feste Sehnenplatte an. Es hat eine nach der Brusthöhle hin konvexe Wölbung, indem es sich sozusagen über die konvexe Oberfläche der Leber hinwälzt.

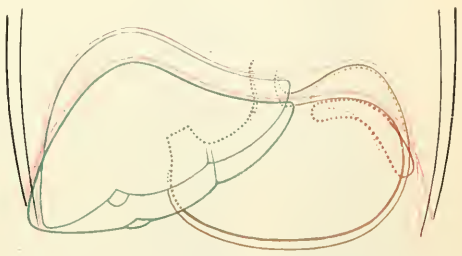
Bei der Kontraktion seiner Muskelfasern werden die Zwerchfellkuppeln abgeflacht, und sie gehen daher nach ab-

wärts. An dieser Bewegung nach abwärts nimmt auch das Centrum tendineum teil und flacht sich durch allseitigen Zug der Muskelfasern an der Peripherie derselben ab. Das Niedergehen der Zwerchfellkuppeln ist aber selbst bei tiefer Atmung immer bedeutender als das des Centrums (Hasse, Fig. 108).

Zu gleicher Zeit wird durch Hebung der Rippen und des Brustbeines die untere Brustöffnung erweitert (Ducuenne). Dieses wird dadurch möglich, dass die Baucheingeweide, welche sich zwar in ihrer ganzen Masse durch die Kontraktion des Zwerchfelles herabdrücken lassen, dem Zwerchfell ihre zum Teil feste Oberfläche als Unterstützungspunkt bieten. Wenn aber die Baucheingeweide entfernt werden, so nähern sich die unteren Rippen bei der Kontraktion des Zwerchfelles, und die untere Brustöffnung wird verengt.

Durch diese Veränderungen wird die Brusthöhle bei der Kontraktion des Zwerchfells teils von oben nach unten, teils in der Gegend der unteren Brustöffnung an ihren Seitenteilen vergrössert.

Betreffend die relative Bedeutung des Zwerchfells und der rippenhebenden Muskeln bei der Inspiration muss vor allem die bedeutende Differenz hervorgehoben werden, welche sich bei den beiden Geschlechtern hinsichtlich der Teilnahme des Zwerchfells an den Inspirationsbewegungen vorfindet. Beim Manne spielt nämlich die durch das Zwerchfell bewirkte abdominale Respiration eine viel bedeutendere Rolle als bei der Frau, was möglicherweise mit der Gravidität und dem dieselbe begleitenden grossen Zuwachs des Uterus zusammenhängt, wenn schon auf der anderen Seite bemerkt werden muss, dass auch das Korset hierbei einen grossen Einfluss ausübt, wie aus Beobachtungen an Indianweibern, die eine ausgesprochene abdominale Respiration haben, hervorgeht (Sewall und Pollard).



Figur 108. Die Bewegungen des Zwerchfells, der Leber, des Magens und der Milz bei der Atmung. Schema nach Hasse.

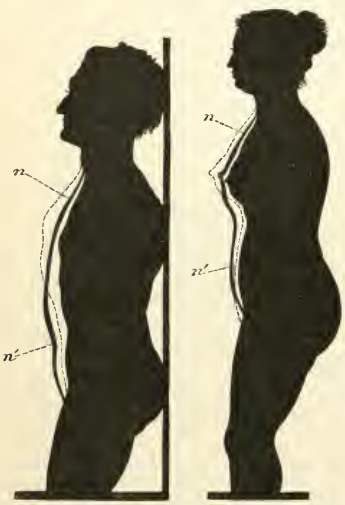
Indessen scheint auch beim Manne die Zwerchfellatmung weniger ergiebig als die kostale zu sein, wenigstens hat Hultkrantz bei einem Manne beobachtet, dass von 490 kbcm inspirierter Luft etwa 320 auf die Thoraxerweiterung und nur 170 kbcm auf die Zwerchfellsenkung kommen.

§ 3. Die Exspiration.

Bei gewöhnlicher ruhiger Atmung scheint der Brustkasten einfach durch Aufhören der Kontraktion der Inspirationsmuskeln in die exspiratorische Stellung überzugehen. Wenn sich das Zwerchfell kontrahiert, schiebt es die

Baucheingeweide nach abwärts und ruft eine vermehrte Spannung der Bauchwand hervor. Wenn es erschlafft, wird es durch diese Spannung wieder in seine Ruhelage gebracht. — Die durch die Kontraktion der rippenhebenden Muskeln aus ihrer Gleichgewichtslage gebrachten Rippen werden, wenn die Kontraktion aufhört, durch den Einfluss der Schwere sowie durch die Elasticität der knorpeligen Verbindungen zwischen den Rippen und dem Brustbein wieder in die Ruhelage gebracht. Sowohl bei der Bauch- als bei der Brustatmung wird das Zurückgehen in die Exspirationsstellung noch durch den Einfluss des elastischen Zuges der Lungen unterstützt (vgl. oben).

Die gewöhnliche Exspiration scheint also keine Unterstützung von Muskelkräften nötig zu haben. Die Thatsache, dass die Exspiration nicht schnellend, sondern ganz allmählich stattfindet, kann sehr einfach dadurch erklärt werden, dass die Kontraktion der inspiratorisch wirkenden Muskeln nicht plötzlich, sondern ziemlich langsam aufhört. Nach einigen Autoren sind indes die inneren Interkostalmuskeln bei der gewöhnlichen Exspiration thätig.



Figur 109. Die Atembewegungen beim Manne und beim Weibe, nach Hutchinson.

Unter Umständen geschieht aber die Exspiration unter deutlicher Muskelmitwirkung und dabei wird das Volumen der Brusthöhle beträchtlich mehr verkleinert, als dies bei der gewöhnlichen Exspiration der Fall ist. Diese Art von Exspiration wird als aktive Exspiration bezeichnet. Sie wird hauptsächlich von den Bauchmuskeln besorgt.

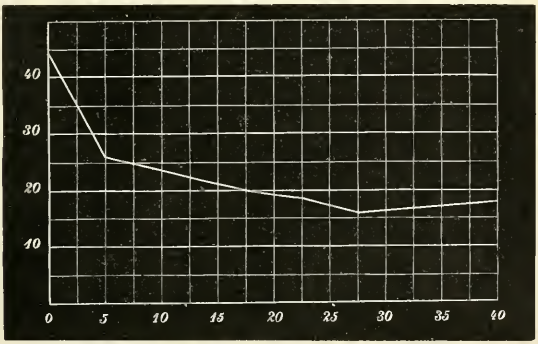
Bei ihrer Kontraktion ziehen diese Muskeln, vor allem die MM. recti und obliqui externi, ferner auch die MM. obliqui interni und am geringsten die MM. transversi, die Rippen nach abwärts und komprimieren die Bauchhöhle, wodurch das erschlaffte Zwerchfell tiefer in die Brusthöhle hineingetrieben wird. Hierdurch wird also die Brusthöhle in allen Richtungen soviel wie möglich verengt.

Die verschiedenen Arten der Respiration sind in der Figur 109 nach Hutchinson dargestellt. Die dicke Linie *nn'* stellt die Veränderungen des Körperprofils bei gewöhnlicher ruhiger Atmung dar. Wir sehen, dass beim Manne diese Linie in der Bauchgegend, beim Weibe in der Brustgegend ihre grösste Breite hat. Die unterbrochene Linie zeigt das Körperprofil bei tiefster Inspiration. Trotz der Kontraktion des Zwerchfelles wird hier die Bauchwand nach innen gezogen, was davon bedingt ist, dass das Zwerchfell mit dem Brustkasten von den Rippenhebern gehoben und infolgedessen die Bauchhöhle von oben nach unten vergrössert wird. Endlich giebt die vordere Grenzlinie der Figur das Körperprofil bei der tiefsten Ausatmung an.

§ 4. Die Zahl der Atemzüge.

Bei ruhigem Atmen beträgt die Zahl der Atemzüge bei dem erwachsenen Menschen im Mittel 16—19 pro Minute; die Extreme sind etwa 11 und 24 (Quetelet). Bei jüngerem Alter ist die Atmungsfrequenz grösser und beträgt z. B. während des 1. Lebensjahres im Mittel 44 (Maximum 70, Minimum 23) und während des 5. Jahres im Mittel 26 pro Minute (vgl. Fig. 110).

Verschiedene Umstände bewirken jedoch beträchtliche Veränderungen der Atmungsfrequenz. So wird sie z. B. durch



Figur 110. Die Zahl der Atemzüge bei Menschen in verschiedenem Alter, nach Quetelet.

Muskelbewegungen, durch höhere Aussentemperatur oder durch erhöhte Körpertemperatur gesteigert und kann dabei sehr hohe Werte erreichen.

§ 5. Der Luftwechsel in den Lungen.

Die bei jedem Atemzuge inspirierte Luftmenge wird bei ruhiger Atmung beim erwachsenen Manne auf etwa 500 ccm geschätzt. Bei einer Frequenz von 16 Atemzügen pro Minute ist also die minutliche Ventilationsgrösse der Lungen (die Atmungsgrösse, Rosenthal) 8000 ccm = 8 l. Verschiedene Umstände verändern jedoch sehr leicht die Atmungsgrösse in der einen oder anderen Richtung.

Nach einer Inspiration von dem genannten Umfange kann nämlich noch eine beträchtliche Menge Luft in die Lungen aufgenommen, und nach einer gewöhnlichen Exspiration noch eine beträchtliche Luftmenge aus den Lungen getrieben werden. Auch wenn wir die umfangreichste Exspiration unter Zuhilfenahme aller exspiratorisch wirkenden Muskeln machen, bleibt doch in den Lungen eine gewisse Menge Luft zurück, welche bei unversehrtem Brustkasten nie aus den Lungen getrieben werden kann.

Diese rückständige Luft wird Residualluft genannt. Man hat die Grösse der Residualluft nach mehreren verschiedenen Methoden, welche hier nicht näher besprochen werden können, zu bestimmen versucht und, wenn wir von Werten, die augenscheinlich vollkommen unrichtig sind, absehen, gefunden, dass dieselbe etwa 500—1600 ccm beträgt; am wahrscheinlichsten ist, dass die Residualluft nur etwa 500—1000 ccm ist.

Dass die Residualluft nicht aus den Lungen herausgetrieben werden kann, ist ganz einfach davon abhängig, dass die gänzlich zusammengefallenen Lungen, wovon man sich bei jeder Obduktion überzeugen kann, einen viel geringeren Raum als die bis zum höchsten Grade der Verengung gebrachte Brusthöhle einnehmen. Da die Lungen durch die in ihnen eingeschlossene Luft an die Brustwand gedrückt sind, kann ihr Volumen natürlich nicht mehr vermindert werden als das Volumen der Brusthöhle selbst. Wenn aber die Brustwand geöffnet wird und also der Luftdruck sowohl von aussen als von innen auf die Lungen in gleicher Stärke einwirkt, so ziehen sie sich vermöge ihrer Elasticität zusammen und treiben die in ihnen eingeschlossene Luft heraus.

Die zusammengefallenen Lungen sind aber doch nicht ganz luftleer, und eine Lunge, die einmal geatmet hat, kann nie durch mechanische Einwirkungen vollständig von der Luft befreit werden. Die Ursache davon liegt darin, dass beim Zusammenfallen der Lungen die Wände der kleinsten Bronchien sich aneinander legen und also den weiteren Austritt der Luft aus den Alveolen verhindern. Diese Luftmenge heisst Minimalluft (Hermann).

Diejenige Luftmenge, welche nach einer gewöhnlichen Exspiration noch aus den Lungen herausgetrieben werden kann, beträgt etwa 1600 ccm und wird als Reserveluft bezeichnet.

Wenn andererseits die Inspiration, nachdem die gewöhnliche Luftmenge von 500 ccm inspiriert worden ist, noch weiter fortgesetzt wird, so kann man bei grösstmöglicher Anstrengung der inspiratorischen Muskeln noch etwa 1600 ccm Luft inspirieren. Diese Luftmenge wird Komplementärluft genannt.

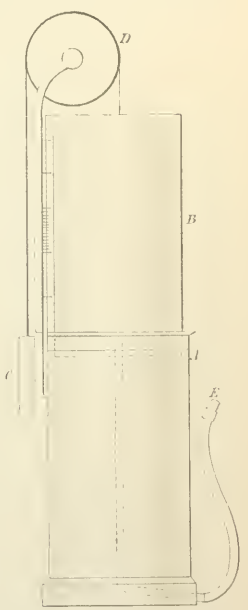
Die Summe der Komplementär-, Atmungs- und Reserveluft ($1600 + 500 + 1600 = 3700$ ccm) stellt den maximalen Umfang des bei einem Atemzuge möglichen Luftwechsels der Lungen dar und heisst Vitalkapacität der Lungen.

Die Vitalkapacität wird in folgender Weise bestimmt. Man macht eine so tiefe Inspiration wie irgend möglich und exspiriert dann, unter Zuhilfenahme aller exspiratorischen Muskeln, in eine für jede Stellung genau äquilibrierte, in Wasser gehende Glocke (Spirometer von Hutchinson, Fig. 111).

Aus den jetzt besprochenen Thatsachen geht das wichtige Ergebnis hervor, dass wir sowohl bei der Inspiration als bei der Exspiration immer die Möglichkeit haben, die inspirierte bezw. exspirierte Luftmenge beträchtlich zu vermehren; ohne dass dabei die Leistungsfähigkeit des Atmungsapparates versagt.

Um die effektive Wirkung der Lungenventilation beurteilen zu können, ist es von grosser Bedeutung zu wissen, ob die inspirierte Luft in der That in die Alveolen hineinkommt.

Der respiratorische Gaswechsel findet ja in den Alveolen statt; die Luft, welche in den zuführenden Luftwegen inkl. den kleinsten Bronchien bleibt, kann nur durch Diffusion mit der Alveolarluft etwas zur Lungenventilation beitragen, und diese Diffusion kann, angesichts der geringen Weite der kleinsten Bronchien und der ziemlich grossen Atmungsfrequenz, nur eine verhältnismässig unbedeutende sein. Um diese Frage direkt zu entscheiden, hätte man den Inhalt sämtlicher zuführenden Luftwege von den Nasenöffnungen bis zu den kleinsten Bronchien zu bestimmen. Es liegen bis jetzt nur ein paar derartige, direkte Bestimmungen vor, nach welchen der betreffende „schädliche Luftraum“ etwa 140 kbcm betragen sollte (Zuntz). Nach einer indirekten Methode, deren Grundlagen hier nicht dargestellt werden können, soll, übereinstimmend mit diesen Zahlen, die untere Grenze dieses Raumes ungefähr bei 100 kbcm und die obere etwa bei 150 kbcm (Loewy) liegen. Von der bei jeder Inspiration aufgenommenen Luftmenge gelangt also der grösste Teil in die Alveolen. Es ist selbstverständlich, dass der schädliche Raum einen um so grösseren Einfluss ausüben muss, je oberflächlicher die Atmung ist.



Figur 111. Spirometer, nach Hutchinson Durch den Schlauch *E* wird die Luft in die Glocke *B* hineingetrieben Das Gewicht *C* dient zum Äquilibrieren der Glocke.

§ 6. Die konkomitierenden Atembewegungen.

Bei der Atmung wirken, ausser den schon berücksichtigten, die Kapacität des Brustkastens beeinflussenden Muskeln auch andere Muskeln mit, welche zum Teil für die normale Atmung von sehr grosser Bedeutung sind.

Bei jeder Exspiration wird der Kehlkopf gehoben und bei der Inspiration gesenkt. Die Senkung geschieht durch Kontraktion der MM. sternohyoidei und sternothyreoidei, die Hebung durch Kontraktion der MM. hyothyreoidei und cricothyreoidei (Rosenthal).

Wichtiger sind die Bewegungen der Stimmbänder. Bei ruhiger Atmung ist die Stimmritze ziemlich weit offen und macht nur geringe Bewegungen (Czermak). Bei verstärkter Atmung wird sie aber durch Kontraktion der MM. cricoarytenoidei post. bei jeder Inspiration erweitert. Wenn die Muskeln der Stimmbänder erlahmt sind, so stellen sich diese schräg, mit ihren oberen Oberflächen lateralwärts gerichtet. Ihre Innenränder sind dann wenig voneinander entfernt, und die schlaffen Stimmbänder werden dann bei der Inspiration durch den Luftstrom einander genähert. Bei jungen Tieren, deren Giessbeckenknorpel noch sehr weich sind, kann hierdurch ein vollständiger Verschluss der Stimmritze entstehen und also eine Erstickung hervorgerufen werden (Le Gallois).

Bei verstärkter Atmung werden ferner die Nasenlöcher bei jeder Inspiration erweitert, auch der Mund geöffnet und das Rückgrat gestreckt, wodurch teils den Rippenhebern eine günstigere Lage erteilt, teils auch der Brustkasten in der Richtung von oben nach unten vergrössert wird.

Wenn die Atmung unter Mitwirkung aller Muskeln, die überhaupt eine Erweiterung des Brustkastens hervorrufen können, stattfindet, so treten endlich auch diejenigen Muskeln, welche den Kopf und das Schulterblatt fixieren u. s. w., in Thätigkeit. Bei erschwerter Exspiration werden die Hände an die Brustwand gestemmt, um den Brustkasten soviel als möglich zusammenzudrücken.

Die Muskeln der Luftröhre sind bei ruhiger Atmung tonisch kontrahiert, so dass die Knorpelringe einander nahezu berühren. Bei heftiger Atmung folgt Erschlaffung bei der Exspiration, Verkürzung bei der Inspiration (Micaise).

§ 7. Besondere Formen von Atembewegungen.

Wenn sich mechanische Hindernisse der Respiration entgegenstellen, werden die Respirationsbewegungen in verschiedener Richtung verändert. Ist die gewöhnliche Atmung z. B. durch einen am Magen und dem untern Teil des Thorax angelegten Gipsverband erschwert, so wird die Atmung tiefer, und die accessorischen Atmungsmuskeln, welche die Rippen heben können, werden zu Hilfe genommen. — Wenn das Hindernis von Schmerzen bei der Erweiterung des Brustkastens herrührt, so wird die Atmung schneller und oberflächlicher. — Bei Verengerung (Stenose) der Luftwege wird die Frequenz der Atmung geringer, statt dessen aber werden die einzelnen Atemzüge tiefer. — Wenn endlich die respiratorische Oberfläche der Lungen z. B. bei einer Lungenentzündung oder einer Ansammlung von Flüssigkeit in die Pleurahöhlen vermindert wird, so werden Frequenz und Tiefe der Atmung unter Anwendung der accessorischen Atemmuskeln gesteigert.

Unter den besonderen Formen der Atembewegungen sind noch folgende zu erwähnen: 1) das Husten, eine kräftige, durch Reflex hervorgerufene Exspiration bei geschlossener Stimmritze, welche durch die unter einem hohen Druck herausgetriebene Luft geöffnet wird, wobei der den Husten begleitende Schall entsteht; 2) das Niesen, eine kräftige reflektorische Exspiration bei offener Stimmritze und Abschluss der Mundhöhle vom Pharynx; wird oft durch eine tiefe Einatmung eingeleitet; 3) das Lachen, eine Reihe von kurzen und schwachen Exspirationsstössen bei schwach geschlossener Stimmritze; 4) das Gähnen, eine tiefe Inspiration bei weit offener Stimmritze und in der Regel offenem Mund; 5) das Seufzen, eine tiefe Inspiration bei geschlossener Stimmritze; 6) das Schluchzen, unterscheidet sich vom Seufzen nur durch die grössere Geschwindigkeit der inspiratorischen Bewegung; es ist in der Regel von einem ruckweisen Aufsteigen des Larynx begleitet. — Sämtliche diese Formen der Atembewegungen werden reflektorisch hervorgerufen oder treten als Begleiter von psychischen Affekten, also auch dann gewissermassen reflektorisch, auf.

§ 8. Die Druckveränderungen in den Luftwegen bei den verschiedenen Atmungsphasen.

Wegen der geringen Kraft, die nötig ist, um die Lungen bei der Erweiterung des Brustkastens zu entfalten, erweitern sich die Lungen gleich zu Anfang der Inspiration, und dabei wird natürlich die Lungenluft zuerst verdünnt. Bei offener Stimmritze strömt nun neue Luft von aussen hinzu. Dies kann aber angesichts der verhältnismässig geringen Weite der zuführenden Luftwege und der an verschiedenen Stellen derselben stattfindenden Ver-

engerungen nicht augenblicklich geschehen, und man findet daher bei der Inspirationsbewegung immer einen negativen Druck in den Luftwegen. Und umgekehrt, wenn die Exspiration stattfindet, kann die auszutreibende Luft nicht sogleich entweichen; daher findet man während der Exspirationsbewegung in den Luftwegen immer einen positiven Druck.

Bei offener Stimmritze und statischem Zustand des Brustkastens stellt sich die Spannung der Lungenluft sehr schnell mit derjenigen der Aussenluft ins Gleichgewicht, und wir begegnen den soeben besprochenen Druckvariationen also nur, wenn die Kapacität der Lungen verändert wird, bei den Exspirations- bezw. Inspirationsbewegungen.

Um die hier in Frage kommenden Druckwerte in absolutem Masse zu bestimmen, hat man an Hunden eine T-förmige Kanüle in die Trachea eingesetzt; das Tier atmet wie gewöhnlich durch die unverschrte Stimmritze, und die Druckschwankungen werden durch ein mit dem unpaaren Schenkel der Kanüle verbundenes Manometer bestimmt (Kramer). Beim Menschen hat man diese Methode an Kranken mit einer Luftröhrenfistel anwenden können; an Gesunden hat man bei geschlossenem Munde entweder das Manometer in das eine Nasenloch eingesetzt und durch das andere atmen lassen (Donders), oder auch aus einer weiten Flasche atmen lassen, die einerseits mit dem Manometer, andererseits durch eine weite Öffnung mit der Aussenluft kommunicierte (Ewald).

Es ist selbstverständlich, dass die bei diesen Versuchen erhaltenen Werte um so geringer ausfallen müssen, je näher an den äusseren Öffnungen der Atmungswege das Manometer angebracht wird. Nach der zuletzt erwähnten Methode fand Ewald einen Druck von 0.1 mm Hg für die Inspiration und von 0.13 mm Hg für die Exspiration. Wenn Donders das Manometer in das eine Nasenloch einsetzte, erhielt er für die Inspiration etwa 0.7 und für die Exspiration etwa 0.5 mm Hg. Bei Versuchen an tracheotomierten Menschen hat man unterhalb der Stimmritze Druckwerte von 1.9 (Inspiration) und 0.7 (Exspiration) erhalten (Aron).

Um die bei den verschiedenen Atmungsphasen entwickelte Kraft zu messen, setzt man mittelst einer dicht schliessenden Maske ein Hg-Manometer mit dem Mund und der Nase in luftdichte Verbindung und atmet darin (Valentin, Hutchinson). Bei der Inspiration bezw. Exspiration tritt keine Luft in die Lungen hinein oder aus denselben heraus, sondern die in den Lungen befindliche Luft wird nur verdünnt oder verdichtet. Die vom Manometer dabei angegebenen Druckwerte können als relativer Ausdruck der bei der In- und Exspiration verwendeten Kraft dienen. In solcher Weise hat Hutchinson bei der gewöhnlichen Atmung einen Druck von — 50 mm Hg für die Inspiration und + 76 mm Hg für die Exspiration gefunden. Bei einer möglichst tiefen Inspiration wird der Druck auf etwa 140—150 mm Hg angegeben; für die stärkste Exspiration schwanken die Zahlenangaben zwischen 108 und 256 mm Hg.

Bei allen derartigen Bestimmungen ist es dringend notwendig, den Einfluss der Mundsaugung auszuschliessen, was dadurch erreicht werden kann, dass man bei der Inspiration einen Ton in dem Larynx erzeugt; dann kann natürlich von der Mundsaugung keine Rede sein (J. R. Ewald).

§ 9. Die Atmungsgeräusche.

Bei Auskultation der Lungen und der Luftröhren hört man zweierlei Geräusche, nämlich 1) das vesikuläre und 2) das bronchiale Geräusch.

Um sich den Charakter des vesikulären Atmungsgeräusches zu versinnlichen, sauge man bei verengerter Mundöffnung Luft ein: es entsteht dabei ein schlürfendes Geräusch, welches dem vesikulären fast vollkommen gleicht. Es soll in dem Moment hervorgerufen werden, wo der Luftstrom in die Alveolen eintritt.

Während der Exspiration hört man im normalen Zustande am Thorax nur ein schwaches und weiches, hauchendes, unbestimmtes Geräusch, welches keine Spur mehr zeigt von dem schlürfenden vesikulären Inspirationsgeräusch.

Auskultiert man den Larynx, so hört man sowohl während der In- als während der Exspiration ein sehr lautes, scharfes, hauchendes Geräusch, in welchem *h* oder *ch* das dominierende ist. Es lässt sich vollkommen mit dem Geräusch vergleichen, welches man beim aphonischen Exspirieren des *h*, sowie beim Hineinhauchen in eine Röhre erzeugt. Dieses laryngeale Geräusch pflanzt sich in die Trachea und in die beiden Hauptbronchien mit allmählich abnehmender Intensität fort (das bronchiale Geräusch).

Da die Bedeutung der Atmungsgeräusche vor allem in ihrer klinischen Verwertung liegt, weise ich betreffend ihre Theorie u. s. w. auf die Lehrbücher der physikalischen Untersuchungsmethoden hin.

§ 10. Schutzeinrichtungen für die Lungen.

Die zuführenden Luftwege: Nasenhöhlen, Schlund, Trachea und Bronchien dienen vor allem dazu, die Lungenalveolen vor verschiedenen Schädlichkeiten zu schützen.

Bei der Nasenatmung geht der Luftstrom der Hauptmasse nach durch den mittleren, zum Teil auch durch den oberen Nasengang. Durch den unteren Nasengang wird nur eine ganz geringe Luftmenge gefördert. Eigentlich ist es der mittlere Nasengang, der in einem dicken, direkten und ununterbrochenen Zuge vom Nasenloche durch den engen Teil der Nase in die Choanen führt und der einzige weite und hindernislose Weg ist (Scheff).

Im Pharynx erleiden die Luftwege eine scharfe Knickung, indem sie aus der horizontalen in eine fast vertikale Richtung übergehen.

Die Enge der Nasengänge wie die soeben erwähnte Knickung haben eine sehr grosse Bedeutung, denn dadurch wird die eingeatmete Luft von den in derselben befindlichen Staubpartikeln wesentlich befreit, indem diese sich teils an der Wand der Nasengänge teils an der hinteren Wand des Pharynx, welche alle beide immer mit Schleim überzogen sind, festsetzen. Dieser Schutz fällt bei der Mundatmung in hohem Grade weg, wodurch die grössere Zweckmässigkeit der Nasenatmung zum Teil erklärt werden kann.

Ferner werden die Staubpartikeln auch durch das Flimmerepithel der Luftwege nach aussen getrieben, indem die Cilien desselben sich immer in einer dies befördernden Richtung bewegen. Diese Bewegung hat besonders in den unterhalb des Larynx liegenden Teilen der Atmungswege für das Freihalten der Alveolen vom Staub eine grosse Bedeutung.

Die eingeatmete Luft hat nur in ganz seltenen Ausnahmefällen die Körpertemperatur; die ausgeatmete Luft ist aber auf Körpertemperatur erwärmt und bei dieser mit Wasserdampf gesättigt. Im Atmungsapparate wird die Luft also erwärmt und ihr eine gewisse Menge Wasserdampf abgegeben. Dies geschieht wesentlich in den ersten Luftwegen, und dadurch werden die Bronchien und besonders die zarten Alveolen vor dem schädlichen Einfluss der Wärme-

und Wasserabgabe bewahrt. Man hat nämlich gefunden, dass eine Luft von 10—12° C., wenn sie mittelst eines Aspirators von dem einen Nasenloch zu dem anderen durch die beiden Nasenhöhlen gesogen wird, wobei der Zutritt zum Schlund abgeschlossen ist, auf 31° C. erwärmt und für diese Temperatur mit Wasserdampf gesättigt wird. War die äussere Temperatur 0—4° C., so wurde sie auf 27,5° C. erwärmt. Bei entsprechenden Versuchen betreffend die Mundatmung war die in den Pharynx gelangte Luft etwa 0,5° C. kälter als bei der Nasenatmung (Aschenbrandt, Kayser). Aus diesen Beobachtungen sind wir vollkommen berechtigt zu schliessen, dass die Luft in den mittelgrossen Bronchien wenigstens die Temperatur des Körpers angenommen hat.

Zum Schutz der Lungen tragen ausserdem noch der beim Schlucken stattfindende schon besprochene Schluss des Larynx (Seite 266), sowie verschiedene exspiratorische Reflexe, welche im folgenden Abschnitt erörtert werden sollen, wesentlich bei.

Zweiter Abschnitt.

Die Innervation der Atembewegungen.

§ 1. Die centrifugalen Atmungsnerven.

Diejenigen Muskeln, welche bei ihrer Kontraktion die Brusthöhle erweitern oder verengen, erhalten, wenn wir von den nur selten wirkenden accessorischen Atmungsmuskeln absehen, sämtlich ihre Nerven vom Rückenmark, und zwar treten die Nerven der MM. scaleni in die II.—VII. Halswurzeln, die der Levatores costarum und der Bauchmuskeln in die Brustnerven und die des Zwerchfells hauptsächlich in den III. und IV. Halsnerven (den N. phrenicus) aus.

Wenn das Rückenmark unterhalb des Abganges des letzten Interkostalnerven durchschnitten wird, so übt dies selbstverständlich auf die Atembewegungen keinen direkten Einfluss aus. Wenn aber der Schnitt ins Brustmark verlegt wird, so werden diejenigen Muskeln gelähmt, deren Nerven unterhalb des Schnittes aus dem Rückenmark heraustreten. Ist der Schnitt oberhalb des ersten Interkostalnerven gemacht, so hören die Bewegungen der Rippen, mit Ausnahme derjenigen, welche von den MM. scaleni besorgt werden, ganz und gar auf, und das Tier atmet nunmehr nur mit dem Zwerchfell und den Scaleni.

Bei noch höherer Durchschneidung des Rückenmarkes werden auch diese Muskeln gelähmt, und nun bleiben nur die Bewegungen der Stimmritze, des Mundes und der Nase übrig (Galen, Le Gallois, Flourens).

Wenn das Zwerchfell nach doppelseitiger Phrenicusdurchschneidung gelähmt ist, treten, besonders bei Tieren, die hauptsächlich mit Hilfe des Zwerchfells atmen, verschiedene Störungen der Atmung auf, welche teils davon bedingt sind, dass nun die rippenhebenden Muskeln allein die ganze Atmung zu besorgen haben, teils darin liegt, dass wegen der Erschlaffung des Zwerchfells die Baucheingeweide bei jeder Inspiration in die Bauchhöhle aspiriert werden. Indessen entsteht dadurch keine eigentliche Lebensgefahr, wenn es sich um erwachsene Tiere handelt, deren Brustkasten genügend starr und deren Muskeln genügend kräftig sind. Junge Kaninchen gehen dagegen nach

doppelseitiger Phrenicusdurchschneidung zu Grunde, weil der noch weiche Brustkasten und die ungenügend entwickelten Thoraxmuskeln es nicht vermögen, die wegen der Lähmung des Zwerchfells verengte Brusthöhle genügend zu erweitern.

Die Erfahrungen am Menschen haben ergeben, dass bei Lähmung sämtlicher Respirationsmuskeln ausser dem Zwerchfell, sowie bei Lähmung des Zwerchfells bei beibehaltener Beweglichkeit des Brustkastens das Leben noch gefristet wird. Im letzterwähnten Falle war die Respirationsfrequenz grösser als normal, und die Atmung fand ohne Beteiligung der accessorischen Muskeln, hauptsächlich durch die Rippenheber und die Scaleni statt. Bei grösserer körperlicher Anstrengung trat schwerere Atemnot auf.

Die motorischen Nerven für die Muskeln des Larynx und der Bronchien verlaufen im Vagusstamme. Unter den Larynxmuskeln wird der M. cricothyreoideus vom N. laryngeus superior, die übrigen von dem N. laryngeus inf. innerviert. Die Bedeutung dieser Muskeln bei der Atmung ist schon oben dargestellt worden.

Dass auch die Bronchialmuskeln unter dem Einfluss der Vagi stehen, wurde zuerst von Longet angegeben (1842). Diese Angabe wurde von folgenden Autoren vielfach bestritten, jedoch ist es durch die neuere, sehr vervollkommnete Technik festgestellt, dass die Vagi in der That die Bronchialmuskeln zur Kontraktion bringen. Es wird ausserdem von einigen Autoren angegeben, dass die Vagi auch erweiternde Fasern für die Bronchialmuskulatur enthalten, was aber von den meisten in Abrede gestellt wird. Die Bronchialmuskeln sind beim Hund schwach, beim Pferd stark tonisch erregt; sie werden von verschiedenen centripetalen Nerven, wenn auch in der Regel schwach, beeinflusst, und dabei treten sowohl Kontraktion als Erschlaffung derselben zum Vorschein. Die wichtigsten broncho-konstriktorischen Reflexe scheinen von der Schleimhaut der Respirationswege (Nase, Larynx), ausgelöst zu werden und können daher möglicherweise als schützende Reflexe aufgefasst werden, denn je enger die Bronchien sind, um so leichter wird der in der Luft schwebende Staub sich an ihren Wänden festsetzen.

Die hauptsächliche Bedeutung der Bronchialmuskeln ist wohl die, dass sie bei intrabronchialen Drucksteigerungen durch ihre Kontraktion der Bronchialwand eine grössere Festigkeit geben.

§ 2. Das Atmungscentrum.

Da bei den Atembewegungen sich zahlreiche Muskeln in einer bestimmten Reihenfolge kontrahieren, ist es, unseren jetzigen Anschauungen über die centrale Innervation gemäss, anzunehmen, dass sich irgendwo im centralen Nervensystem ein diese Bewegungen beherrschendes Nervencentrum (das Atmungscentrum) vorfindet.

Dass dieses nicht höher als im Kopfmark liegt, geht daraus hervor, dass die Atembewegungen nicht aufhören, wenn das Gehirn oberhalb des Kopfmarkes durchschnitten wird. In diesem Falle steht das Zwerchfell einen Augenblick still, fängt dann aber von selbst an sich zu kontrahieren, seine Bewegungen sind ganz regelmässig und, wenn keine Nebenläsionen stattgefunden haben, von unveränderter Frequenz.

Wenn dagegen das Kopfmark vom Halsmark abgetrennt wird, so hört die Atmung auf. Schon Galen wusste, dass im obersten Teil des Rückenmarkes sich eine Stelle vorfand, deren Zerstörung die Atmung sogleich aufhob, und Le Gallois zeigte (1812), dass diese Stelle im Kopfmark lag. Lange Zeit hindurch war man im grossen und ganzen darüber einig, dass das Atmungscentrum nur im Kopfmark zu suchen sei. In neuerer Zeit hat man aber mit grosser Bestimmtheit behauptet, dass, obgleich im Kopfmark ein regulatorischer Apparat für die Atembewegungen sich vorfindet, die eigentlichen Centren der Atembewegungen im Rückenmark zu suchen wären, und zwar sollten die Kerne der Atemmuskelnerven durch die Wirkung des sie gleichzeitig treffenden Blutreizes den Impuls zu einer koordinierten Atemthätigkeit geben (Brown-Séquard, Langendorff, Wertheimer). Der Stillstand der Atmung nach Durchschneidung des Halsmarkes würde nach dieser Ansicht nicht davon bedingt sein, dass die Atemmuskelnerven vom Atmungscentrum im Kopfmark abgetrennt sind, sondern durch die shockartige, hemmende Einwirkung des trennenden Schnittes hervorgerufen.

Es finden sich zahlreiche Erfahrungen vor, die da ergeben, dass die direkte Reizung des Kopfmarkes durch Elektricität oder durch mechanische Eingriffe die Atmung zum Stillstand bringen kann, und hierin hat die betreffende Ansicht eine gute Stütze. Ferner ist es vorläufig nicht möglich zu entscheiden, wie lange eine derartige Shockwirkung dauern kann. Wenn man an einem Tier das Halsmark durchschneidet und künstliche Atmung unterhält, so kann man das Tier stundenlang am Leben erhalten. Wenn nun nach Stunden mit der künstlichen Atmung aufgehört wird und das Tier doch nicht atmet, so kann man ja immer sagen, dass die Shockwirkung noch stattfindet.

An Tieren mit durchschnittenem Halsmark hat man aber in der That eine rhythmische Atmung beobachtet, nachdem man zuerst eine Zeit lang an denselben die künstliche Atmung unterhalten hatte. Die ersten hierhergehörigen Beobachtungen wurden entweder an neugeborenen Tieren oder an solchen Tieren gemacht, deren Reflexerregbarkeit durch Strychnin künstlich gesteigert war (Rokitansky, Langendorff). Später gelang es Wertheimer, auch an erwachsenen unvergifteten Tieren eine Rückenmarksatmung zu erhalten.

Diese Rückenmarksatmung tritt aber durchaus nicht immer zum Vorschein, und wenn sie da ist, ist sie niemals von demselben Umfang wie die bei erhaltenem Kopfmark erscheinende, und dauert nach den bis jetzt vorliegenden Erfahrungen nie lange, höchstens $^3/_4$ Stunde. Endlich wird sie sehr oft vermisst. Das Tier reagiert auf allerlei sensible Reizungen mit reflektorischen Muskelzuckungen ausserordentlich gut; die spinalen Gefässcentren reagieren auf die asphyktische Reizung sehr kräftig: die Shockwirkung der Durchtrennung ist also schon vorbei, und dennoch ist es die Regel, dass keine wirkliche Atmung zu beobachten ist. Um unter solchen Verhältnissen die Lehre von der Präponderanz der spinalen Atemcentren aufrecht erhalten zu können, muss man noch die Hilfshypothese aufstellen, dass diese Centren gegen die Shockwirkung in einer ganz anderen Art als die übrigen spinalen Centren reagieren.

Gegen die Hypothese einer Shockwirkung spricht auch die Thatsache, dass eine halbseitige Durchtrennung des Halsmarkes sehr oft gar keinen Still-

stand der Atembewegungen der entsprechenden Körperhälfte zur Folge hat (Brown-Séquard u. a.) und dass ferner, wenn ein Stillstand erscheint, dieser unmittelbar beseitigt wird, wenn man den N. phrenicus an der entgegengesetzten Seite durchschneidet (Porter). Wenn die mechanische Verletzung bei der Durchschneidung eine so starke Shockwirkung, wie die Anhänger der Rückenmarkscentren annehmen, hervorrufen würde, so hätte die halbseitige Durchtrennung des Halsmarkes doch die Atembewegungen an der Seite des Schnittes wenigstens für eine Zeit aufheben sollen.

Wir kommen also zu dem Resultate, dass, nach den jetzigen Erfahrungen, das Kopfmark nicht allein für die Regulation der Atembewegungen eine sehr grosse Bedeutung hat, sondern dass es auch die koordinierte Thätigkeit der bei der Atmung mitwirkenden Muskeln als wirkliches Atmungscentrum beherrscht. Nur ausnahmsweise wird eine derartige Wirkung von den Nervenkernen des Rückenmarkes besorgt, und falls wir überhaupt von spinalen Atemcentren sprechen können, so scheint es, dass dieselben im Verhältnis zu demjenigen im Kopfmark nur sehr wenig leistungsfähig sind.

Seit Flourens hat man sich sehr grosse Mühe gegeben, um den Ort des Atmungscentrums im Kopfmark festzustellen. Leider weichen die Angaben der verschiedenen Autoren untereinander sehr erheblich ab. Flourens verlegte diese Stelle nach der Spitze des Calamus scriptorius, wo ein nadelkopfgrosser Stich dasselbe zerstören und den Tod durch Aufhören der Atmung hervorrufen sollte (der Lebensknoten, *Noeud vital*). Er selbst fand aber später, dass dies nicht richtig war und dass die Stelle des Kopfmarkes, deren Zerstörung die Atembewegungen aufhob, in der That an beiden Seiten der Mittellinie lag, dass das Atmungscentrum also ein paariges Centrum darstellt. Die nähere Begrenzung dieses Centrums ist dann von Gierke, Mislawsky, Gad und Marinescu versucht worden, ihre Ergebnisse stimmen aber gar nicht miteinander überein. Während nach Gierke diejenige Stelle, deren Zerstörung die Atembewegungen aufhebt, nach aussen von dem Accessoriuskern und unterhalb des Kernes der hinteren Pyramide liegt und ein longitudinales Bündel von Nervenfasern (*funiculus solitarius*) mit eingestreuten Ganglienzellen darstellt, giebt Mislawsky an, dass das betreffende Bündel mit den Atembewegungen nichts zu thun hat. Diese werden aber aufgehoben, wenn zwei Nervencentren von unregelmässiger Form an beiden Seiten der Raphe innerhalb der Hypoglossuswurzeln zerstört werden. Weder die eine noch die andere Stelle soll nach Gad und Marinescu das wirkliche Atmungscentrum sein. Dieses soll vielmehr in der Formatio reticularis liegen, deren Nervenzellen also wenigstens teilweise für das Atmungscentrum im Kopfmark in Anspruch genommen werden müssen. Beim Menschen und ebenso beim Kaninchen liegen weit mehr Nervenzellen in dem lateral von der Hypoglossuswurzel liegenden Teil dieser Formation als in dem medialen, während bei der Katze die Zahl der Nervenzellen auch in dem medialen Teile eine recht grosse ist. In Übereinstimmung hiermit wurde bei Katzen schon durch Zerstörung zwischen der Hypoglossuswurzel und Raphe, wenn sie genügend tief und der Länge nach ausgedehnt war, die Atmung schwer geschädigt oder ganz aufgehoben, während beim Kaninchen zur Herbeiführung definitiven Atmungsstillstandes die laterale Formatio reticularis in einiger Ausdehnung entfernt werden musste. Wenn diese Stelle mit elektrischen Strömen gereizt wird, so treten Änderungen der Atmung in inspiratorischem Sinne, namentlich Beschleunigung des Atemrhythmus auf.

Wo nun auch das Atemcentrum im Kopfmark lokalisiert werden mag, so viel scheint jedenfalls sicher zu sein, dass dies Centrum keine engumgrenzte kleine Stelle darstellt, sondern in der That einen verhältnismässig grossen Umfang hat, was angesichts der zahl-

reichen nervösen Verbindungen, welche durch seine Mitwirkung zu Stande kommen, auch ziemlich selbstverständlich ist.

Diejenigen Nervenfasern, welche dieses Centrum mit den Nervenkernen des Rückenmarkes verbinden, verlaufen zum grossen Teil in gleichseitigen Bahnen und zwar in den Seitensträngen. Ausserdem findet sich auch eine gekreuzte Verbindung zwischen dem Atmungscentrum und den betreffenden Nervenkernen vor, wie z. B. aus der soeben erwähnten Thatsache hervorgeht, dass die Atmung nach Hemisektion des Halsmarkes auch an der Seite des Schnittes ungestört fortfahren kann.

Auch durch Reizung der vor dem Kopfmark liegenden Hirnteile können die Atembewegungen beeinflusst werden. Martin und Booker erhielten bei Reizung auf einem Schnitt zwischen den vorderen und hinteren Vierhügeln inspiratorische Wirkungen; dasselbe fand Christiani bei Reizung am Boden des dritten Ventrikels. Bei Reizung am Eingange des Aquaeductus Sylvii erhielt derselbe exspiratorische Wirkungen. Endlich übt auch die Grosshirnrinde auf die Atembewegungen einen unverkennbaren Einfluss aus, wie schon aus der ausserordentlich feinen Abstufung der Atembewegungen, deren ein guter Sänger fähig ist, hervorgeht. Bei elektrischer Reizung des motorischen Rindenfeldes am Hunde und an der Katze können die Atembewegungen beschleunigt oder verlangsamt werden. Dieses Resultat ist nach F. Franck nicht von dem Orte der Reizung, sondern vor allem von ihrer Stärke abhängig: die Atmung wird bei starker Reizung verlangsamt und bei schwacher beschleunigt; auch wird der Umfang der Respiration in der einen oder anderen Richtung verändert. — Diese Teile des Gehirns üben nur unter Vermittlung des Kopfmarkes ihren Einfluss auf die Atmungsbewegungen aus; die von denselben zum Atmungscentrum verlaufenden Fasern sind also in Bezug auf dieses als centripetale Bahnen aufzufassen. Die Berechtigung dieser Anschauung liegt vor allem darin, dass die Atembewegungen, wie schon erwähnt, ganz unverändert fortgehen, auch wenn das Kopfmark von dem vor ihm liegenden Teile des Gehirns vollständig abgetrennt wird. Übrigens ist es ja nicht zu leugnen, dass die eben besprochenen Ergebnisse zum Teil von einer Reizung der Leitungsbahnen herrühren können und dass also diese sogen. Gehirncentren der Atmung zum Teil nur Leitungsbahnen darstellen. Dass diese Bahnen unter Umständen eine sehr grosse Bedeutung haben, werden wir sogleich sehen.

§ 3. Die Atmungsreflexe.

Wie alle übrigen mehr komplicierten Vorgänge im Körper werden auch die Atembewegungen von allen möglichen centripetalen Nerven beeinflusst. Unter diesen sind indes zweierlei Bahnen die allerwichtigsten, nämlich 1) die Vagi und 2) die Nervenfasern, welche das Atmungscentrum mit den vor ihm liegenden Teilen des Gehirns verbinden. Wir müssen also diese Bahnen in erster Linie berücksichtigen.

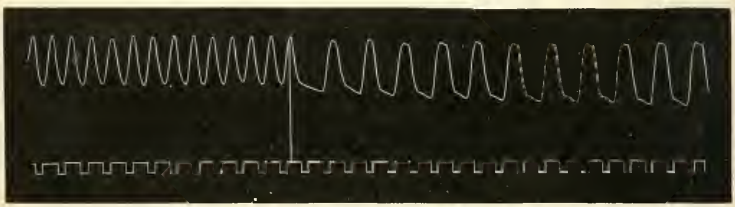
a. Die Reflexe durch die NN. vagi.

So viel auch über den Einfluss der centripetalen Vagusfasern geschrieben ist, so ist doch unsere Kenntnis von der Art und Weise, wie diese Nerven auf die Atembewegungen einwirken, noch sehr mangelhaft. Sogar in den wichtigsten Punkten weichen die thatsächlichen Angaben der Autoren beträchtlich voneinander ab, und wir können daher die Wirkung des Vagus auf die Atmung nur in ihren gröbsten Umrissen darstellen.

Bei der Untersuchung über den Einfluss irgend eines Nerven auf die Vorgänge im Körper erhält man in der Regel die besten Aufschlüsse durch die Reizung des betreffenden Nerven. Dies ist bei dem Lungenvagus leider nicht der Fall, denn hier hat die Durchschneidung in der That bei weitem viel eindeutigere Resultate als die Reizung ergeben.

Bei der einfachen Durchschneidung eines Nerven mittelst einer Scheere geschieht die Durchtrennung nicht reizlos, denn wenigstens im Moment der Durchschneidung wird der Nerv gereizt. Und da im durchschnittenen Nerven ein elektrischer Strom kreist (vgl. S. 45), so kann dieser möglicherweise eine mehr oder weniger lange andauernde Reizung auf den Nerven ausüben. Wie Gad gezeigt hat, können die Lungenvagi durch eine genügend starke Abkühlung reizlos ausser Thätigkeit gesetzt werden. Zu diesem Zwecke legt man die Vagi auf silberne Röhren, welche von einer Kältemischung (z. B. durch Auflösen von salpetersaurem Ammoniak in Wasser) durchströmt werden.

Auch unter solchen Umständen haben verschiedene Autoren nicht ganz übereinstimmende Ergebnisse erhalten, doch sind sie alle in den fundamentalen Punkten einig, dass die Atmungsfrequenz nach doppelseitiger Vagotomie abnimmt, dass die Inspirationen tiefer



Figur 112. Atmungskurve, Kaninchen, mit dem in Figur 105 abgebildeten Apparat geschrieben; nach Lindhagen. Von links nach rechts zu lesen. Inspiration nach unten. Die untere Linie giebt Sekunden an. Die vertikale Linie bezeichnet den Augenblick, wo die beiden Vagi durch Durchfrierung ausgeschaltet wurden.

werden, sowie dass sich auf der Höhe der Inspiration ein länger oder kürzer dauernder Stillstand zeigt (Fig. 112). Dagegen gehen hinsichtlich der Exspiration nach doppelseitiger Vagotomie die Ansichten sehr auseinander; Gad giebt an, dass die Exspiration nicht mehr das frühere Niveau erreicht, während Lindhagen gefunden hat, dass die Erschlaffung der Inspirationsmuskeln nur sehr wenig oder gar nicht vermindert ist, und nach Boruttau die Exspiration früher oder später die gleiche Höhe als vor der Durchfrierung der Vagi erreicht. Nach Gad und Lindhagen ist die exspiratorische Atempause meistens verkürzt, nach Boruttau dagegen die gleiche wie vorher oder selbst noch grösser. Diese Angaben beziehen sich alle auf das Kaninchen. Beim Hunde tritt nach der Durchfrierung fast regelmässig aktive Thätigkeit der Exspirationsmuskeln auf (Boruttau). Im Zusammenhang hiermit steht auch, dass nach Gad die Atemgrösse nach Durchfrierung der Vagi abnimmt, nach Lindhagen im grossen und ganzen unverändert bleibt.

Diese Verschiedenheiten sind zum Teil wenigstens von der beim Versuch benutzten Tierart, zum Teil wohl auch von der Tiefe der Narkose wie von anderen uns nicht näher

bekannten Umständen abhängig. Dass sich diese Verschiedenheiten dennoch ohne grosse Schwierigkeit erklären lassen, werden wir bald sehen.

Aus den über die Wirkung der reizlosen Ausschaltung der Vagi ermittelten sicher festgestellten Thatsachen geht jedenfalls hervor, dass die Atmung unter Mitwirkung der Vagi in der Weise geregelt wird, dass die Atemzüge frequenter und mit weniger luftgefüllten Lungen stattfinden, sowie dass die inspiratorische Atempause dabei vermieden wird. Da nun diese Atempause für die Ventilation der Lungen nicht das geringste bedeutet und also die dabei stattfindende Kontraktion der Inspirationsmuskeln von gar keinem Nutzen ist, ist es ersichtlich, dass, auch wenn die Atmungsgrösse vor und nach der Durchtrennung der Vagi dieselbe ist, die Atmung dennoch nach der Ausschaltung der Vagi mit grösserer Anstrengung ausgeführt wird. Durch den von den Vagi vermittelten Reflex wird also erzielt, dass die Atmung mit geringerem Kraftaufwand stattfindet.

Untersuchungen von Hering und Breuer haben sehr wertvolle Aufschlüsse darüber gegeben, in welcher Weise diese Regulation geschieht. Aufblähen der Lungen, d. h. die Inspiration, hemmt unter Vermittlung der Vagi die Inspiration und löst also eine Exspiration aus; das Zusammenfallen der Lungen, d. h. die Exspiration, ruft unter Vermittlung der Vagi eine Inspiration hervor. Durch die Vagi würde also eine Selbststeuerung der Atembewegungen erzielt werden: wenn sich die Lungen bei der Inspiration zu einem gewissen Grade entfaltet haben, wird die Inspiration reflektorisch unterbrochen, und wenn sie danach in genügendem Grade zusammengefallen sind, wird die Exspiration unterbrochen und eine Inspiration ausgelöst.

Die Volumenschwankungen der Lungen würden also die peripheren Endigungen der centripetalen Lungenfasern der Vagi erregen, was dadurch bestätigt wird, dass dieselben Erscheinungen wie nach doppelseitiger Vagotomie auftreten, wenn man nach einseitiger Vagotomie die andere Lunge durch Eröffnen der entsprechenden Pleurahöhle zum Kollaps bringt.

Die nähere Deutung dieser Thatsachen ist sehr schwierig. Man könnte annehmen, dass sich im Vagus zweierlei centripetale Nervenfasern vorfinden, unter welchen die einen inspiratorisch, die anderen exspiratorisch wirken. — Es wäre aber auch möglich, dass die betreffenden Fasern nur einerlei Art wären, und dass ihre Wirkung von dem augenblicklichen Zustande des Atmungscentrums bedingt wäre. Das bei der Inspiration erregte Atmungscentrum würde von einer während dieser Respirationsphase ihm durch die Vagi zugeführten Reizung gehemmt werden. Dadurch wird eine Exspiration ausgelöst. Nachdem diese genügend weit fortgeschritten, tritt die Erregung des Atmungscentrums wieder zum Vorschein, infolge einer beim Zusammenfallen der Lungen ausgelösten neuen Vagusreizung, welche bei dem augenblicklichen Zustande des Atmungscentrums dasselbe erregen würde. Wir besitzen in der That einige Fakta betreffend die Wirkungsweise der nervösen Centren, welche sich mit dieser Auffassung gut vereinigen lassen (vgl. Näheres hierüber in Kap. XXII). — Endlich wäre es auch möglich, dass das Atmungscentrum, nachdem die Lungen bei der Exspiration genügend weit zusammengefallen sind, von der durch die inspiratorische Erregung der Vagi bewirkten Hemmung freigemacht, seine inspiratorischen Wirkungen wieder ausübe.

Die elektrische Reizung des centralen Stumpfes des durchschnittenen Vagus müsste, so sollte man glauben, auf die Frage nach der Wirkungsweise dieses Nerven eine bestimmte Antwort ergeben. Dies ist jedoch nicht der Fall. Bei den vorliegenden, sehr zahlreichen Untersuchungen hat man allerdings sowohl in- als exspiratorische Wirkungen beobachtet; die Angaben weichen aber in so vielen Beziehungen untereinander ab, dass es zur Zeit nicht möglich ist, aus denselben eine ganz bestimmt zu formulierende Schlussfolgerung zu ziehen. Und um so weniger können sie zur Entscheidung der Frage herbeigezogen werden, ob sich im Vagus eine oder zwei verschiedene Arten von centripetalen Fasern aus den Lungen vorfinden. Da ich mich nicht getraue, die einander in vielen Punkten widerstreitenden Angaben der verschiedenen Autoren in der notwendigen Kürze zusammenfassen zu können, muss ich auf eine Darstellung derselben verzichten.

b. Die von dem Gehirn nach dem Kopfmark verlaufenden Fasern.

Wir haben bereits gesehen, dass die Durchschneidung des Gehirns oberhalb des Kopfmarkes ausgeführt werden kann, ohne dass dadurch die Atmung in nennenswertem Grade beeinflusst wird. Wenn man aber an einem solchen Tiere auch die Vagi ausschaltet, oder wenn man an einem vagotomierten Tiere das Gehirn oberhalb des Kopfmarkes durchschneidet, so treten merkwürdige Veränderungen der Atembewegungen auf. Die Atmung wird in einem sehr hohen Grade verlangsamt, die Inspiration nimmt einen krampfhaften Charakter an, indem die inspiratorischen Atempausen nun sehr beträchtlich verlängert werden, die Exspiration tritt plötzlich ein und wird nicht selten von einer Kontraktion der Bauchmuskeln unterstützt. Die exspiratorische Pause ist nur von kurzer Dauer und wird bald von einer neuen, ausgezogenen Inspiration unterbrochen. Die Atemgrösse ist sehr herabgesetzt, und das Tier stirbt wegen mangelnden Luftwechsels (Marckwald). Diese Erscheinungen können in wechselnder Stärke auftreten, und es wird sogar angegeben, dass die inspiratorischen Krämpfe nach dieser Operation zuweilen gänzlich vermisst werden.

Nach diesen Angaben kann also auch nach doppelseitiger Vagotomie das vom Gehirn isolierte Atmungscentrum eine im wesentlichen normale Atmung unterhalten, obgleich es sehr oft dazu unfähig ist. Jedenfalls scheint aus diesen Erfahrungen hervorzugehen, dass die vom Gehirn kommenden Bahnen unter Umständen eine sehr grosse Bedeutung für die Atmung haben. Welche diese Bahnen sind, darüber sind wir noch nicht vollständig unterrichtet. Man hat angesichts des grossen Einflusses, den der Trigeminus auf die Atmung ausübt, angenommen, diese Bahnen kämen vom sensiblen Trigeminuskern. Dagegen wird aber bemerkt, dass man am vagotomierten Tiere nach doppelseitiger Durchschneidung der Trigemini nicht denselben Erscheinungen als nach Durchtrennung des Gehirns begegnet. Die Deutung dieser Erscheinungen wird auch dadurch erschwert, dass wir zur Zeit nicht entscheiden können, in welchem Umfang sie von der durch den Schnitt bewirkten Reizung und von der Ausschaltung der Bahnen bedingt ist.

Angesichts des grossen Einflusses, den diese Gehirnbahnen auf die Atembewegungen ausüben können, ist es nicht schwierig zu verstehen, wie die Vagusausschaltung nicht immer von genau denselben Ergebnissen begleitet wird, denn das Resultat muss ja von dem augenblicklichen Erregungszustand dieser Bahnen wesentlich abhängig sein. Es ist z. B. möglich, dass die Verkürzung der Exspiration und die tonische Kontraktion der Inspirationsmuskeln, die von Gad erwähnt, von anderen aber nicht beobachtet worden sind, gerade darauf beruht, dass der Einfluss der Hirnbahnen durch eine stärkere Narkose etwas geringer als bei den Untersuchungen anderer Autoren gewesen ist.

c. Sonstige Atmungsreflexe.

Auch durch andere centripetale Nerven werden die Atembewegungen in der einen oder anderen Richtung beeinflusst. Unter diesen bieten die Nerven der Atmungswege das grösste Interesse dar, weil durch sie einige bedeutungsvolle schützende Atmungsreflexe ausgelöst werden.

Die Nasenöffnungen und die Nasenschleimhaut erhalten ihre sensiblen Fasern vom N. trigeminus. Bei dessen Reizung wird die Atmung retardiert. Wenn die Schleimhaut der Nase an der Nasenöffnung oder an dem vorderen oder hinteren Ende der mittleren und unteren Nasenmuschel oder der entsprechenden Teile des Septums gereizt wird, tritt je nach der Art und Stärke der Reizung Verlangsamung oder exspiratorischer Stillstand der Atmung oder auch der Niesreflex hervor. Letzterer kann auch abortiv verlaufen, so dass nur die erste Phase, die Inspiration, zustande kommt. Auch bei Reizung der Gesichtshaut wird unter gewissen Umständen, z. B. wenn das Tier mit dem Kopf in Wasser getaucht wird, ein exspiratorischer Atmungsstillstand ausgelöst.

Wie diese Reflexe das Eindringen fremder Körper in die ersten Atmungswege verhindern, so werden durch die centripetalen Nerven des Larynx, vor allem durch den N. laryngeus superior, die tieferen Atmungswege vor den Fremdkörpern geschützt. Bei schwacher Reizung des Laryngeus sup. erhält man Verlangsamung der Atmung und Verlängerung der exspiratorischen Atmungspause; dabei werden die einzelnen Atemzüge tiefer und länger. Bei stärkerer Reizung erscheinen exspiratorischer Stillstand oder aktive Exspiration. Inspiratorische Atmungskrämpfe können durch Reizung des Laryngeus superior unterbrochen werden.

Der Hustenreflex wird vor allem von diesem Nerven ausgelöst. Über die Stellen des Larynx und der Trachea, durch deren Reizung dieser Reflex hervorgerufen wird, stimmen die Angaben nicht vollständig überein.

Betreffend die Einwirkung der übrigen centripetalen Nerven liegen folgende Angaben vor. Die Reizung des Olfactorius durch Gerüche giebt entweder Verlangsamung der Atmung oder exspiratorischen Stillstand oder auch umgekehrt Beschleunigung und inspiratorischen Stillstand. Die Reizung des Opticus durch Elektricität oder durch das Licht hat eine beschleunigende, inspiratorische Wirkung. Dieselbe Wirkung hat auch der Acusticus. Nach Zerstörung der Bogengänge wird die Atmung langsamer und tiefer. Ganz labyrinthlose Tiere zeigen Beschleunigung der Atmung und Vermehrung der Einzelexkursion. Der Glossopharyngeus bewirkt Atmungsstillstand in derjenigen Phase, während welcher das Respirationscentrum von der Reizung getroffen wird. Die Hautnerven haben bei schwacher Reizung inspiratorische, bei stärkerer Reizung exspiratorische Wirkungen. Der Phrenicus enthält auch centripetale Fasern; diese scheinen dieselbe Wirkung wie die Hautnerven zu besitzen. Betreffs der sympathischen Nerven wird angegeben, dass der Splanchnicus nur exspiratorisch wirkt, wie dass der Halssympathicus sowohl exspiratorisch als inspiratorisch die Atmung beeinflusst. Auch durch Reizung des Herzens oder der Aorta hat man Reflexe auf die Atembewegungen und auf die Luftwege erzielt.

§ 4. Die normale Reizung des Atmungscentrums.

Da wir nun gesehen haben, wie das Atmungscentrum von den verschiedensten centripetalen Nerven reflektorisch beeinflusst wird, liegt es nahe anzunehmen, dass es in der That nur reflektorisch in Thätigkeit versetzt wird. Diese Schlussfolgerung ist jedoch nicht berechtigt. Wir haben ja bereits gesehen, dass das von den Gehirnbahnen isolierte Atmungscentrum am vagotomierten Tiere sich in einer sehr kräftigen Thätigkeit befindet. Dies könnte allerdings teils von der reizenden Einwirkung des Schnittes, teils von den noch übrigen centripetalen Einflüssen bedingt sein. Die Atembewegungen dauern aber noch fort, wenn man das Grosshirn exstirpiert, die Vagi durchschneidet und das Rückenmark unterhalb des Abganges der Atemnerven durchtrennt (Rosenthal). Es ist kaum anzunehmen, dass die Atembewegungen jetzt von den noch übrig gebliebenen centripetalen Nerven hervorgerufen werden. Es giebt aber noch andere Thatsachen, die da bezeugen, dass die Erregung des Atmungscentrums vor allem von der Blutbeschaffenheit hervorgerufen wird.

Im Uterus atmet der Fötus nicht; erst nach der Geburt beginnt die Atmung. Was ist dann die Ursache des ersten Atemzuges?

Das Blut des Fötus wird im Uterus bei unversehrtem Placentarkreislauf auf Kosten des Blutes der Mutter arterialisiert. Die Temperatur des Fruchtwassers, worin sich der Fötus befindet, ist gleich derjenigen des Fötus selbst, und der Fötus wird also keinen Temperaturreizungen wie auch keinen anderen Hautreizungen ausgesetzt. Bei der Geburt ändern sich die Verhältnisse mit einem Schlage: der Placentarkreislauf hört auf, und die Haut wird verschiedenen sensiblen Reizungen ausgesetzt. Dann kann die Ursache des ersten Atemzuges entweder in dem Aufhören des Placentarkreislaufes oder in der sensiblen Hautreizung liegen.

Diese beiden Möglichkeiten haben ihre Verteidiger gefunden. Es scheint indes aus den vorliegenden Erfahrungen hervorzugehen, dass in der That die Unterbrechung des Placentarkreislaufes hierbei das entscheidende ist. Es ist allerdings wahr, dass man bei beibehaltenem Placentarkreislauf durch Hautreizung verschiedene motorische Reflexe und sogar Atembewegungen hervorrufen kann. Die letzteren treten aber isoliert und nicht in einer längeren Reihe auf, und oft kann man die Haut lange reizen, ohne eine einzige Atembewegung zu erhalten. Dagegen gelingt es immer, in welcher Weise auch die Versuche gemacht werden, durch Störungen des Placentarkreislaufes Atembewegungen zu erzielen, z. B. durch Zuklemmung des Nabelstranges, durch Blutung aus demselben, ja sogar bei unversehrtem Uterus durch Vergiftung der Mutter mit Kohlensäure oder durch Verblutung der Mutter.

Wenn nun der erste Atemzug durch die Blutbeschaffenheit ausgelöst wird, so folgt daraus mit grosser Bestimmtheit, dass auch im weiteren Verlauf des Lebens das Atmungscentrum durch die Blutbeschaffenheit in Thätigkeit versetzt wird. Dies wird auch durch zahlreiche Erfahrungen bestätigt. Es hat sich nämlich gezeigt, dass alles, was die Verbrennung im Körper erhöht oder die Abgabe der gasförmigen Verbrennungsprodukte oder die Sauerstoffaufnahme erschwert, eine verstärkte Atmung hervorruft, welche, wenn sie unter Mitwirkung accessorischer Atemmuskeln stattfindet, als Dyspnoë bezeichnet wird.

Man könnte sich vorstellen, dass die in vermehrter Menge im Blute anwesenden Verbrennungsprodukte die nervösen Endverzweigungen centripetaler Nerven reizten und dass also die betreffende Verstärkung der Atmung reflektorischer Natur sei. Auch wenn dies der Fall wäre, so zeigt die Erfahrung doch in der allerdeutlichsten Weise, dass z. B. bei der Muskelarbeit die verstärkte Atmung nicht allein in dieser Weise zu stande gebracht wird, denn sie erscheint auch in dem Falle, dass der von jeder nervösen Verbindung mit dem Vorderkörper vollständig isolierte Hinterkörper gereizt wird; sie bleibt dagegen aus, wenn die Zurückströmung des Blutes aus dem Hinterkörper verhindert wird. Das vom Hinterkörper zurückströmende Blut wirkt also auf das Atmungscentrum direkt reizend ein (Zuntz und Geppert; vgl. auch Kap. XV).

Endlich hat es sich auch gezeigt, dass die Atembewegungen in einer sehr feinen Weise auf jede Veränderung des Kohlensäuregehaltes des Blutes reagieren, indem nämlich, bei fast unveränderter Atemfrequenz, der Umfang der einzelnen Atemzüge und dadurch auch die Atemgrösse bei zunehmendem CO_2-Gehalt der Inspirationsluft in einer sehr regelmässigen Weise zunimmt (Miescher).

Aus dem hier Angeführten ergiebt sich also, dass das Atmungscentrum durch die Einwirkung des Blutes oder der Gewebsflüssigkeit erregt wird, dass seine Thätigkeit aber reflektorisch von den verschiedensten Nerven und vor allem von den Vagi und den Gehirnbahnen geregelt wird.

Als eine für die hier vorgetragene Auffassung schwer wiegende Thatsache hat man vielfach die von Rosenthal entdeckte Apnoë, d. h. einen durch überreichliches Lufteinblasen erzielten, länger oder kürzer dauernden Atemstillstand, aufgefasst. Dieser Stillstand könnte seine Ursache darin haben, dass das durch die Lungen strömende Blut infolge der reichlichen Ventilation eine Zeit hindurch die Gelegenheit hätte, sich mit Sauerstoff zu sättigen, ohne dass neue Atembewegungen nötig wären. Die Sache liegt aber nicht so einfach. Es hat sich nämlich herausgestellt, dass die Apnoë weit schwieriger hervortritt, wenn die Vagi durchschnitten sind. Diese Nerven müssen also bei dem Zustandekommen der Apnoë zum Teil wenigstens mitwirken. Die Apnoë tritt ferner auch durch Einblasen von Wasserstoff auf und erscheint auch dann, wenn man mittelst eines Gummibeutels dieselbe Luft immer wieder in die Lungen hineintreibt (Gad). Endlich hört die Apnoe auf, erst nachdem an anderen Organen Erstickungserscheinungen aufgetreten sind. Die Apnoë ist also zum Teil wenigstens von einer durch das Aufblasen der Lungen bewirkten, die Thätigkeit des Atmungscentrums hemmenden Vaguserregung bedingt.

Einer Hemmungserscheinung centralen Ursprunges begegnen wir am Atemapparat bei der Erstickung und der Verblutung. Diese beiden Prozesse stimmen darin wesentlich überein, dass die O-Zufuhr zu den nervösen Centralorganen und die CO_2-Entfernung von denselben herabgesetzt wird. Infolgedessen finden wir zuerst eine ausgesprochene Dyspnoë, auf welche nach gewisser Zeit eine länger oder kürzer andauernde Apnoë (Atempause) folgt. Diese wird aber ihrerseits von einer Reihe neuer Atembewegungen unterbrochen (terminale Atmungen). Die genauere Analyse dieser Apnoë hat mit grosser Wahrscheinlichkeit ergeben, dass dieselbe der Einwirkung irgend welcher hemmenden Centren auf das Atmungscentrum ihr Entstehen verdankt (Landergren).

In gewissen Krankheiten, im Chloralschlaf und bei gewissen anderen Vergiftungen, bei Druck auf das Kopfmark u. s. w. beobachtet man noch eine besondere Art der Atmung, die nach zwei englischen Ärzten Cheyne und Stokes benannte Atmung. Sie besteht in einem regelmässigen An- und Abschwellen in der Tiefe der Respirationszüge, so dass sehr tiefe Atmung mit ganz flacher, ja selbst vollkommenem Aussetzen der Respiration abwechseln kann. Zur Deutung dieser Atmungsform liegen zahlreiche Hypo-

thesen vor; da die Theorie derselben noch lange nicht sicher ist, müssen wir auf eine nähere Besprechung dieser interessanten Erscheinung hier verzichten.

Da wir hier von dem Atmungscentrum gesprochen haben, haben wir die Atembewegungen als ein Ganzes vor Augen gehabt. Eine nähere Untersuchung zeigt, dass wir hier wie z. B. bei der Innervation des Schluckmechanismus in der That mehrere untereinander funktionell verbundene Centren haben, deren anatomische Lage uns zur Zeit noch unbekannt ist, deren Wirkungen wir aber durch physiologische Versuche nachweisen können.

Wir haben bereits gesehen, dass die inspiratorische Erweiterung der Brusthöhle entweder durch das Zwerchfell oder durch die rippenhebenden Muskeln erzielt werden kann. Nun zeigt die Erfahrung, dass diese beiden Gruppen von Muskeln bei einem und demselben Individuum lange nicht immer in demselben relativen Umfang zur Erweiterung der Brusthöhle beitragen. Dies geht am deutlichsten daraus hervor, dass beim Manne die Atmung im Schlaf wesentlich eine kostale wird, während beim Zwerchfell eine gewisse Paresis stattfindet, so dass es bei einigen Personen sich wie eine träge Membran verhält. In der Agonie zeigt sich das Gegenteil: das Zwerchfell bewegt sich noch, nachdem die Rippenbewegungen aufgehört haben.

Ferner beginnt im Schlaf die Inspiration am Thorax und am Zwerchfell gleichzeitig, dauert aber an letzterem viel kürzer, so dass das Abdomen bereits im Zusammensinken begriffen ist, während der Thorax sich noch auszudehnen fortfährt; es kann auch eintreffen, dass die Inspirationsbewegung früher am Thorax als am Zwerchfell anfängt. Auch ist es beobachtet worden, dass die Hebung der Rippen nicht auf einmal stattfindet, sondern dass diese wellenartig von den oberen zu den unteren Rippen fortschreitet (Mosso).

Diese und andere gleichlautende Erfahrungen bezeugen, dass die Centren der rippenhebenden Muskeln und des Zwerchfells in einem gewissen Grade voneinander unabhängig sind. Unabhängig von diesen sind ihrerseits die Centren, welche die exspiratorisch wirkenden Bauchmuskeln beherrschen.

Endlich hat man gezeigt, dass die Atembewegungen des Mundes und der Nase in der Regel früher als die des Thorax anfangen, was wiederum die relative Selbständigkeit der Centren dieser Teile bezeugt.

Dritter Abschnitt.

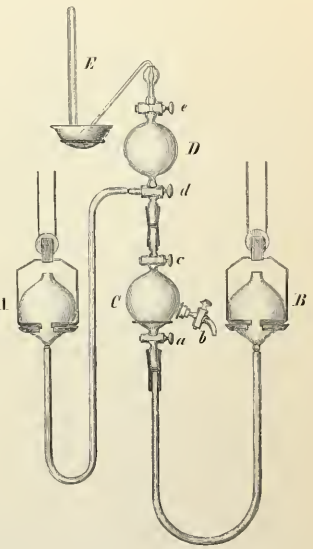
Die Blutgase.

Schon in der Mitte des 17. Jahrhunderts erhielt Robert Boyle durch Pumpen Gas aus dem Blute, und Mayow behauptete 1674, dass dieses Gas den von ihm sogen. Spiritus nitro-aëreus (Sauerstoff) enthielt. Ebenso wies Priestley die Gegenwart von Sauerstoff im Blute nach und H. Davy fand darin ausserdem die Kohlensäure. Diese Angaben wurden aber von anderen bestritten, und erst nachdem Magnus (1838) im Blute sowohl Kohlensäure, als Sauerstoff und Stickstoff mit Bestimmtheit nachgewiesen, ist die Thatsache von der Gegenwart auspumpbarer Gase im Blute allgemein angenommen worden.

§ 1. Methodik.

Ein sehr bedeutungsvoller Fortschritt in unserer Kenntnis der Blutgase wurde durch die Anwendung des Torricelli'schen Vacuums zum Auspumpen des Blutes erzielt. Diese Methode wurde in vollkommener Form erst von Ludwig angewandt (1859), nachdem Collard de Martigny und Hoppe-Seyler dieselbe schon früher zu anderen Zwecken versucht hatten. Seitdem ist dieselbe von vielen Autoren vielfach verbessert worden.

Unter den nach dem Prinzip des Torricelli'schen Vacuums zu physiologischen Zwecken konstruierten Gaspumpen will ich nur die von Ludwig angegebene hier beschreiben (vgl. Fig. 113). Die Pumpe besteht aus zwei untereinander mittelst der Hähne *c* und *d* verbundenen Kugeln *C* und *D*, welche durch Gummischläuche mit den Quecksilber enthaltenden Gefässen *A* und *B* verbunden sind. Werden die Hähne *c*, *d*, *e* geöffnet und das Gefäss *B* gehoben, so wird die Kugel *C* mit Quecksilber bis über *d* gefüllt. Jetzt wird der Hahn *c* geschlossen und die Kugel *B* gesenkt, so dass die Niveaudifferenz zwischen *B* und *C* grösser als der Barometerdruck wird. Es entsteht also in der Kugel *C* ein Torricelli'sches Vacuum. Nachdem die Kugel *C* leer ist, wird der Hahn *a* geschlossen. In derselben Weise wird die Kugel *D* luftleer gemacht und der Hahn *d* geschlossen. — Das Blut wird in einem mit einem Hahn versehenen, kalibrierten Recipienten durch Verdrängung von Quecksilber direkt aus der Arterie bezw. Vene oder aus dem Herzen bei Vermeidung jedes Lufteintrittes zur Analyse gesammelt und der Recipient durch einen Schliff an der Kugel *C* festgesetzt. Wird nun der Hahn *b* des Recipienten sowie die Hähne *c* und *d* geöffnet, so tritt das Blut mit dem Vacuum in Berührung und giebt Gase ab. Nach einer Weile ist aber soviel Gas in der Kugel gesammelt, dass die Gasentwicklung aus dem Blute wesentlich abnimmt. Dann wird der Hahn des Recipienten geschlossen, der Hahn *c* so gedreht, dass die beiden Kugeln *C* und *D* voneinander abgeschlossen werden, das Gas durch Heben des Gefässes *A* und Öffnen des Hahnes *c* aus *D* nach *E* getrieben; nach Schliessung des Hahnes *c* wird endlich wieder Vacuum in *D* erzeugt und nun *C* und *D* wieder miteinander in Verbindung gesetzt. Diese Manipulationen werden so lange wiederholt, bis jede Spur von Gas aus dem Blut entfernt worden ist.



Figur 113. Schema der Ludwig'schen Gaspumpe.

Schliesslich hebt man das Gefäss *B* so hoch, dass das Gas aus *C* in *D* getrieben wird und führt es in der schon beschriebenen Weise in die Endiometerröhre (*E*) über. Die Analysen werden nach allgemeinen Methoden ausgeführt. Es darf hier nicht unerwähnt bleiben, dass die von Bunsen ausgearbeiteten gasanalytischen Methoden, welche im Jahre 1857 veröffentlicht wurden, bei der Untersuchung der Blutgase von ausserordentlicher Bedeutung gewesen sind.

§ 2. Die Absorption von Gasen in Flüssigkeiten.

Wenn eine Flüssigkeit mit einem Gas enthaltenden Raum in Verbindung steht, so geht Gas aus dem Raume in die Flüssigkeit über, bis diese so viel Gas aufgenommen hat, als sie unter den gegebenen Umständen aufzunehmen vermag. Hierbei sind 2 Fälle zu unterscheiden:

a) Die Flüssigkeit übt keine chemische Attraktion auf das Gas aus. In diesem Falle ist die Grösse der Gasabsorption 1) von der eigenen Natur der Flüssigkeit und des Gases, 2) von der Temperatur und 3) von dem Druck des Gases abhängig, und zwar so, dass das von einer bestimmten Flüssigkeit bei einer bestimmten Temperatur aufgenommene Volumen eines bestimmten Gases bei jedem Druck gleich gross ist. In der Regel reduciert man aber Gasvolumina auf 0° und 760, bezw. 1000 mm Barometerdruck. Da nun Gasvolumina sich in gerader Proportion zu dem auf sie wirkenden Druck vermindern, so kann das Absorptionsgesetz auch in folgender Weise formuliert werden: die von einer bestimmten Flüssigkeit bei verschiedenem Druck absorbierten Volumina eines bestimmten Gases sind, wenn sie auf gleichen Druck und gleiche Temperatur reduciert werden, dem Druck proportional.

Als Absorptionskoëfficient bezeichnet man das auf 0° und 760 mm reducierte Gasvolumen, welches von der Volumeneinheit der Flüssigkeit unter dem Hg-drucke 760 mm absorbiert wird.

Wenn mehrere Gase in dem über der Flüssigkeit befindlichen Raum anwesend sind, so geschieht die Absorption des einen Gases von der jedes anderen ganz unabhängig und hängt nur von demjenigen Druck ab, den das betreffende Gas an und für sich ausübt.

Dieser Partiardruck kann berechnet werden, wenn der von der Gasmischung ausgeübte Gesamtdruck und die Zusammensetzung der Gasmischung bekannt sind. Er beträgt nämlich ebensoviel Procent des Gesamtdruckes, als das betreffende Gas in Volumprocent der Gasmischung ausmacht. — Angenommen, Wasser steht in Berührung mit Luft von 760 mm Druck. Die Luft besteht aus 21 Vol.-Proc. Sauerstoff und 79 Vol.-Proc. Stickstoff. Der vom Sauerstoff ausgeübte Partiardruck ist also $\frac{21}{100} \times 760 = 159.6$ und der vom Stickstoff ausgeübte $\frac{79}{100} \times 760 = 600.4$ mm Hg. Die Absorption des Sauerstoffs in Wasser geschieht also unter einem Druck von 159.6 mm, und die des Stickstoffs unter einem Druck von 600.4 mm. Dieses Gesetz wird nach Henry und Dalton benannt.

b) Die Flüssigkeit übt eine chemische Attraktion auf das Gas aus. In diesem Falle wird das Gas von der Flüssigkeit nicht allein physikalisch absorbiert, sondern auch chemisch gebunden. Hier sind aber noch zwei Fälle zu unterscheiden, je nachdem diese Bindung von dem Partiardruck des betreffenden Gases abhängig ist oder nicht. In diesem Falle wird natürlich, gleichgültig wie gering der Partiardruck ist, die gesamte Menge des Gases absorbiert. In jenem Falle verhält es sich ganz anders. Denn wenn die chemische Verbindung zwischen der Flüssigkeit und dem Gase eine Funktion des Gasdruckes darstellt, so wird natürlich diese Verbindung in einem um so geringeren Umfang erfolgen, je geringer der Partiardruck das Gases ist, und beim Partiardruck Null wird sie wegen der Dissociation ganz aufgehoben. In diesem Falle ist also wie beim physikalisch absorbierten Gase die absorbierte Menge eine Funktion des stattfindenden Druckes, jedoch mit dem wichtigen Unterschied, dass hier keine gerade Proportionalität zwischen dem absorbierten Volumen und dem Druck stattfindet.

Wenn eine Flüssigkeit mit einer gewissen Gasmenge genügend lange in Berührung gewesen ist und sie sich also mit den verschiedenen Gasen gesättigt hat, so ist die Spannung dieser Gase in der Flüssigkeit dem Partiardruck derselben

in dem umgebenden Raum gleich. Wird der Partiardruck eines der Gase vermindert, so giebt die Flüssigkeit so viel von diesem Gase von sich ab, bis wieder ein Gleichgewichtszustand erreicht ist und umgekehrt.

Um die Spannung der Gase in einer Flüssigkeit zu bestimmen, bringt man daher dieselbe in Berührung mit einem vorher analysierten, unter einem bestimmten Druck stehenden Gasgemisch und analysiert nach entsprechender Zeit dasselbe, um zu erfahren, ob und welche Veränderungen dabei stattgefunden haben.

Die Spannung eines bestimmten Gases in der Flüssigkeit ist dem Partiardruck desselben Gases in dem umgebenden Raum gleich, wenn nach Ende des Versuches der Partiardruck dieses Gases derselbe als vor dem Versuch ist. Um den Ausgleich der Spannungsdifferenzen zu beschleunigen, schüttelt man die Flüssigkeit mit dem Gasgemisch oder lässt sie in einem feinen Strahl durch dasselbe strömen.

§ 3. Die Blutgase.

a. Der Stickstoff und das Argon

kommen im Blute nur physikalisch absorbiert vor. Der Absorptionskoëfficient des Stickstoffes bei Körpertemperatur beträgt etwa 0.013 — 0.02 und der Gehalt des Blutes an Stickstoff und Argon etwa 2 Vol.-Proc.; nach Regnard und Schloesing enthält das Blut etwa 0.04 Vol.-Proc. Argon.

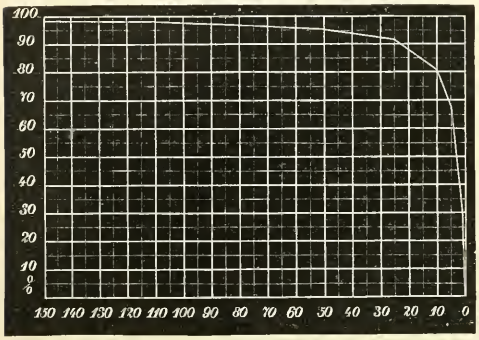
b. Der Sauerstoff.

Nachdem Lothar Meyer nachgewiesen hatte, dass der Sauerstoffgehalt des Blutes bei verschiedenem Partiardruck nur unerhebliche Schwankungen darbot, woraus hervorging, dass er dort chemisch gebunden sein musste, zeigte Hoppe-Seyler, dass der Sauerstoff ausschliesslich an die roten Blutkörperchen und zwar an ihr Hämoglobin gebunden war. Die folgenden Untersuchungen über diese Frage suchten dann vor allem die Abhängigkeit der an Hämoglobin gebundenen Sauerstoffmenge vom Partiardruck dieses Gases festzustellen, was ja für die Kenntnisse von der Aufnahme des Sauerstoffs in das Blut von fundamentaler Wichtigkeit war. Die Kurve (Fig. 114) zeigt nach Hüfner die Menge des Oxyhämoglobins in Procenten der Gesamtmenge an Blutfarbstoff und zwar für eine 14proc. Hämoglobinlösung, entsprechend dem normalen Gehalt des Blutes an Hämoglobin. Man sieht zunächst, wie die Dissociation so lange eine äusserst geringe bleibt, bis der Partiardruck des Sauerstoffs etwas unter die Hälfte des normalen gesunken ist; erst von etwa 75 mm nach abwärts an beginnt die Menge des reducierten Hämoglobins rascher zu wachsen, und noch bei dem Partiardruck von 50 mm (= etwa $^1/_3$ des Partiardruckes des Sauerstoffs in der atmosphärischen Luft) sind nur 5 Proc. des Hämoglobins reduciert.

Da der Partiardruck des Sauerstoffs in der atmosphärischen Luft etwa auf 160 mm Hg, und in den Alveolen, wie wir später sehen werden, etwa auf 120 — 130 mm Hg geschätzt werden kann, so folgt, dass unter normalen Umständen das Blut sich wenigstens bis zu 98 Proc. mit Sauerstoff sättigen kann, wie dass noch beim Partiardruck von 50 mm die Sauerstoffaufnahme

nur um etwa 3 Proc. abzunehmen braucht. Und auf der anderen Seite geht hieraus hervor, dass die Sauerstoffaufnahme ins Blut auch in dem Fall, dass die atmosphärische Luft nur aus Sauerstoff bestände, nicht merkbar grösser werden würde, als sie jetzt ist.

Diese Folgerungen werden in der That durch die Erfahrung bestätigt. Man hat nämlich gefunden, dass die Respiration hinsichtlich der Sauerstoffaufnahme ganz ebenso verläuft, wenn der Partiardruck des Sauerstoffs von 21 bis auf 60—75—90 Proc. gesteigert wird, sowie dass bei Abnahme des Partiardruckes auf 86 mm und noch tiefer der Sauerstoffgehalt des Blutes nicht verändert wird. Erst wenn der atmosphärische Druck auf etwa 380 mm herabsinkt (Sauerstoffpartiardruck = 80 mm) zeigt sich, wenn auch nicht immer, eine Abnahme des Sauerstoffgehaltes im Blut; bei Partiardruck von 55 mm tritt die Abnahme entschieden hervor (Loewy).



Figur 114. Die Menge des Oxyhämoglobins in Procenten der Gesamtmenge an Blutfarbstoff bei einer 14 proc. Hämoglobinlösung, nach Hüfner. Die Abscisse bezeichnet den Partiardruck des Sauerstoffs.

Nach diesem allen können wir voraussetzen, dass die Spannung des Sauerstoffs im arteriellen Blut eine ziemlich hohe sein muss, was auch durch direkte Bestimmungen bestätigt wird, welche bei der Darstellung des respiratorischen Gaswechsels erörtert werden sollen.

Auch im Plasma ist Sauerstoff, obgleich in geringer Menge anwesend. Würde in einem gegebenen Moment aller Sauerstoff aus dem Plasma entfernt werden, so würde natürlich sogleich eine Dissociation des Oxyhämoglobins stattfinden, bis sich wieder ein Gleichgewichtszustand zwischen der Sauerstoffspannung im Plasma und in den Blutkörperchen hergestellt hätte. Der Absorptionskoëfficient des Sauerstoffs im Blut beträgt bei Körpertemperatur etwa 0.026.

c. Die Kohlensäure.

Das Vorkommen und die Bindungsweise der Kohlensäure im Blute sind viel komplicierter als die des Sauerstoffes, und trotz der zahlreichen hierher gehörigen Untersuchungen ist die Sache noch lange nicht als entschieden zu betrachten. Die Schwierigkeit liegt darin, dass der Sauerstoff nachweislich nur an das Hämoglobin, die Kohlensäure aber an mehrere verschiedene Substanzen im Blute gebunden ist.

Die Untersuchungen von Paul Bert, Zuntz, Setchenow u. a. haben zur vollen Evidenz dargethan, dass die im Blute vorkommende Kohlensäure sich zum grössten Teil in dissociablen Verbindungen vorfindet, deren Existenz von dem herrschenden CO_2-Partiardruck abhängt. In Übereinstimmung mit dem, was wir über die Sauerstoffbindung des Hämoglobins bemerkt haben, ist es unter solchen Umständen selbstverständlich, dass eine gewisse Menge physikalisch absorbierter freier Kohlensäure im Blute anwesend sein muss (vgl. S. 320). Der Absorptionskoëfficient der Kohlensäure im Wasser ist bei 37° etwa 0.569. Der allergrösste Teil der Kohlensäure kommt indessen in dissociablen chemischen Verbindungen und zwar sowohl im Plasma als in den Blutkörperchen vor.

Betreffend diejenigen Substanzen, an welche die Kohlensäure gebunden ist, sollte man in erster Linie an das Natriumbikarbonat ($NaHCO_3$) denken. Die Dissociationserscheinungen bei Lösungen dieses Salzes zeigen jedoch, dass dasselbe hierbei keine wesentliche Rolle spielen kann, denn nach Bohr nimmt eine 0.15proc. Natriumkarbonatlösung bei einem Kohlensäuredruck von 0.6 mm schon 80 Proc. derjenigen Kohlensäuremenge auf, welche sie bei einem Druck von 120 mm aufnehmen kann, und schon bei einem Druck von 10 mm ist sie mit Kohlensäure fast gesättigt. Das Natriumbikarbonat kann also hierbei keine wesentliche Rolle spielen.

Ferner hat man den phosphorsauren Salzen des Serums bei der CO_2-Bindung eine grosse Bedeutung zugeschrieben, indem man sich infolge der Analysen der Blutasche vorstellte, dass das Blutplasma reichliche Mengen von diesen Salzen enthielte. Es hat sich jedoch gezeigt, dass der in der Asche gefundene Phosphor vorwiegend ein Bestandteil des Lecithins und Nukleoalbumines ist und sich nur in verschwindender Menge als Na_2HPO_4 vorfindet.

Dagegen scheinen die Globulin-Alkaliverbindungen für die Kohlensäurebindung von einer durchgreifenden Bedeutung zu sein. Die Globuline treten als schwache Säuren auf und gehen Verbindungen mit den im Blute vorkommenden Alkalien ein. Aus diesen Verbindungen können sie durch die Kohlensäure ausgetrieben werden, und auf der anderen Seite können sie die Kohlensäure aus diesen austreiben.

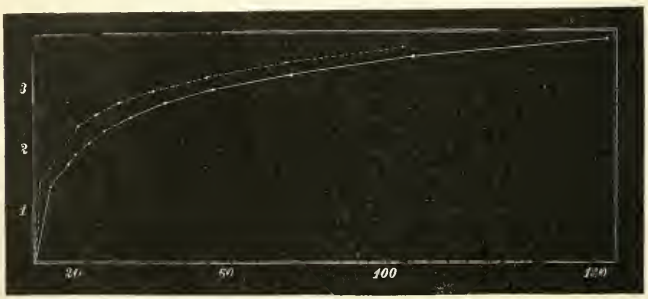
Wenn in der Lösung einer basischen Substanz zwei Säuren von verschiedener Avidität anwesend sind, so teilen sie die basische Substanz unter sich im Verhältnis $\frac{a}{b}$, wenn a und b die bezw. Avidität der beiden Säuren bezeichnen. Bei Einwirkung von gleich grossen Äquivalentmengen der Säuren und der Base werden von der einen Säure $\frac{a}{a+b}$, von der anderen $\frac{b}{a+b}$ Äquivalente an die Base gebunden. Wenn dagegen in der Flüssigkeit nicht gleiche Äquivalentmengen der wirkenden Substanzen vorkommen, hängt die Verteilung der Base auf die beiden Säuren von den relativen Äquivalentmengen derselben ab, so dass die Säure, die in der relativ grössten Menge vorkommt, auch wenn ihre Avidität an und für sich schwächer ist, dennoch eine grössere Menge der Base bekommt.

Diese Anschauungen, auf das vorliegende Problem angewandt, ergeben folgendes. Wenn die Kohlensäuremenge oder richtiger die Kohlensäurespannung im Plasma gross ist, so wird das Globulin aus der Alkaliverbindung ausgetrieben. Wenn aber dann das Blut in solche Verhältnisse kommt, dass

die Kohlensäurespannung abnimmt, so kommen die Globuline wieder zu ihrem Recht, und die Kohlensäure verlässt das Alkali (Torup).

Auch in den Blutkörperchen kommt, wie schon bemerkt, die Kohlensäure in Form dissociabler Verbindungen vor. Dass die Globulinalkaliverbindungen der Blutkörperchen in derselben Weise wie die des Serums auf die CO_2-Bindung einwirken müssen, ist sehr wahrscheinlich. Es kommt aber noch etwas hinzu, wie daraus hervorgeht, dass sich die Kurve der CO_2-Aufnahme der Blutkörperchen in einem viel höheren Grade als die entsprechende Kurve für das Serum vom CO_2-Partiardruck abhängig zeigt (Bohr). Der hierbei vor allem wirksame Bestandteil ist das Hämoglobin.

Das Hämoglobin kann sich also sowohl mit dem Sauerstoff, als mit der Kohlensäure verbinden. In welcher Weise dies stattfindet, darüber sind wir noch nicht im klaren. Bohr hat gezeigt, dass



Figur 115. Die Absorption von Kohlensäure in einer Hämoglobinlösung, nach Bohr. 1.76 Proc. Hamoglobin. 3.80 Proc. Hämoglobio. Die Abscisse bezeichnet den Druck, die Ordinaten die von 1 g Hämoglobiu absorbierte Kohleosäuremenge in ccm.

die Kohlensäureaufnahme von seiten des alkalifreien Hämoglobins (vgl. Fig. 115) durch gleichzeitige Aufnahme von Sauerstoff nur wenig oder gar nicht beeinträchtigt wird. Da die beiden Gase unabhängig voneinander aufgenommen werden, nimmt Bohr an, dass sie an verschiedene Teile des Hämoglobins gebunden werden, und zwar würde der Sauerstoff von dem Farbstoffkerne und die Kohlensäure von dem Eiweisskomponenten gebunden sein.

d. Die Menge der Blutgase.

Der Gasgehalt ist im arteriellen und im venösen Blut sehr verschieden. Die unter der Leitung von Ludwig und von Pflüger ausgeführten Analysen der Blutgase beim Hunde ergeben nach einer Zusammenstellung von Zuntz im Mittel: für das arterielle Blut 18.3 Vol.-Proc. Sauerstoff und 38.3 Vol.-Proc. Kohlensäure. Bei sehr schneller Entgasung des Blutes erhielt Pflüger für das arterielle Blut 22.6 Vol.-Proc. Sauerstoff und 34.3 Vol.-Proc. Kohlensäure. Während des Stehens wird also

im Blute Sauerstoff verbraucht und Kohlensäure gebildet. Im arteriellen Menschenblut erhielt Setchenow 21.6 Vol.-Proc. Sauerstoff und 40.3 Vol.-Proc. Kohlensäure.

Der Gasgehalt des venösen Blutes ist natürlich von der Geschwindigkeit der Blutströmung sowie von der Lebhaftigkeit des Stoffwechsels abhängig. Es ist ganz ohne Frage, dass die Blutgase in verschiedenen Gefässprovinzen sehr grosse Variationen darbieten, je nachdem das betreffende Organ in grösserer oder geringerer Thätigkeit ist. Zur Zeit besitzen wir aber nur Analysen über die Blutgase des aus dem rechten Herzen oder aus den centralen Venen erhaltenen, gemischten Venenblutes. Diese ergeben, nach der Zusammenstellung von Zuntz, dem arteriellen Blut gegenüber im Mittel ein Plus an Kohlensäure von 9.2 und ein Deficit an Sauerstoff von 8.15 Vol.-Proc., oder nach Korrektion für die durch den Katheter bewirkte Venenstauung bezw. $+8.2$ CO_2 und -7.15 Vol.-Proc. O_2.

Bei Erstickung verschwindet der Sauerstoff nicht vollständig aus dem Blute. Auch wenn das Auge reflexlos ist, finden sich noch Spuren von Sauerstoff. Die Analysen des Erstickungsblutes von Setchenow, Holmgren u. a. ergeben im Mittel 0.96 Vol.-Proc. Sauerstoff und 49.5 Vol.-Proc. Kohlensäure, also dem normalen arteriellen Blut gegenüber ein Plus an Kohlensäure von 10.43 Vol.-Proc. und ein Sauerstoffdeficit von 17.3. Vol.-Proc.

e. Die Verteilung der Blutgase auf die Blutkörperchen und das Plasma

ist nur in einem Falle (von Fredericq, venöses Blut vom Pferde) untersucht. Dabei wurde nur die Kohlensäure bestimmt; diese betrug im Plasma 71.4 Vol.-Proc. und in den Blutkörperchen 49.6 Vol.-Proc.

Die übrigen hierüber vorliegenden Bestimmungen beziehen sich auf das defibrinierte Blut. Hierbei zeigen sich folgende bemerkenswerte Erscheinungen. Im Serum kommen nur Spuren (0.1—0.2 Vol.-Proc.) von Sauerstoff vor; fast die Gesamtmenge des Sauerstoffes gehört also den Blutkörperchen. Dass jedoch diese Spuren von Sauerstoff im Serum nie vermisst werden können, so lange die Blutkörperchen überhaupt Sauerstoff enthalten, ist schon bemerkt worden.

Auf der anderen Seite enthält das Serum die grösste Menge der Kohlensäure. Nach den Untersuchungen von Fredericq, Zuntz und A. Schmidt beträgt die Kohlensäure des Serums etwa 86 Proc. der Kohlensäuremenge des Gesamtblutes. Hierbei dürfen wir aber nicht vergessen, dass es nicht unmöglich ist, dass durch die bei der Defibrinierung des Blutes stattfindenden Prozesse die Kohlensäure von dem Serum zu den Blutkörperchen oder von diesen zum Serum wandern könnte. Es zeigen nämlich die Beobachtungen von Hamburger, dass durch Veränderung des Gasgehaltes des Blutes Stoffe aus dem Serum zu den Körperchen und umgekehrt übergehen, und es ist ja nicht unmöglich, dass bei der Gerinnung ebensolche Wandlungen stattfinden könnten, wobei sich die Kohlensäureträger vielleicht in anderer Weise als in normalem Blute auf Körperchen und Serum verteilten,

Wenn das Gesamtblut mit dem Vacuum in Verbindung kommt, so entweicht die gesamte Kohlensäuremenge. Anders beim Serum. Dasselbe verliert im Vacuum nur einen Teil seiner Kohlensäure, während ein anderer Teil nur nach Zusatz von Säure herausgetrieben wird. Nach Pflüger beträgt die fest gebundene Kohlensäure im Serum 5—9 Vol.-Proc. Da diese fest gebundene Kohlensäure bei Gegenwart von Blutkörperchen ohne Säurezusatz herausgetrieben wird, müssen sich in diesen Bestandteile vorfinden, welche wie eine Säure einwirken.

Vierter Abschnitt.

Der respiratorische Gaswechsel.

§ 1. Der Mechanismus des Gaswechsels zwischen Blut und Alveolarluft.

Da die Kohlensäure in Form einer vom Partiardruck abhängigen dissociablen Verbindung im Blute vorkommt, liegt es nahe anzunehmen, dass der Übergang der Kohlensäure von dem Blute in die Lungenalveolen durch Ausgleich der stattfindenden Spannungsdifferenz geschieht. Ebenso ist anzunehmen, dass die Sauerstoffaufnahme ins Blut zufolge der Spannungsdifferenz des Sauerstoffs in der Alveolarluft und im venösen Blut erfolgt.

Um diese Möglichkeit näher zu untersuchen, hat man vor allem die Spannung der beiden Gase im arteriellen und im venösen Blut sowie den Partiardruck derselben in der Alveolarluft zu bestimmen.

Wie die Spannung eines Gases in einer Flüssigkeit bestimmt wird, ist bereits oben dargestellt. Da die Lungenluft unter dem atmosphärischen Druck steht, braucht man, um in derselben den Partiardruck der betreffenden Gase zu bestimmen, dieselbe nur zu analysieren. Die Schwierigkeit liegt nur darin, die in den Alveolen befindliche Luft zur Analyse zu erhalten.

Zu diesem Zweck hat Pflüger ein besonderes Instrument (Lungenkatheter) angegeben (Fig. 116). Es besteht aus zwei ineinander geschachtelten Röhren, von denen die äussere, eine Kautschukröhre, mit einem Gummiballon *a* kommuniciert, dessen unteres, dünnwandiges Ende, nachdem es in einen Bronchus eingeführt ist, mittelst der Luftpumpe *b* kugelig aufgeblasen werden kann, so dass es das Bronchiallumen hermetisch verschliesst. Die innere Röhre *d*, ein gewöhnlicher elastischer Katheter, setzt den abgesperrten Lungenraum mit einer passenden, mit Quecksilber gefüllten Röhre *c* in Verbindung, in welche die Luft, nachdem die Absperrung die gewünschte Zeit gedauert, durch Ausfliessen des Quecksilbers eingesogen wird.

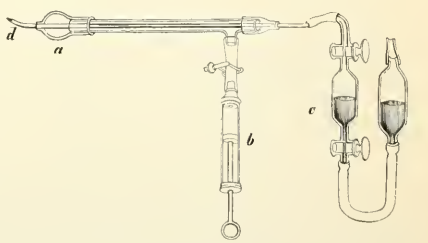
Wenn man das Volumen der Trachea u. s. w. kennt, kann man aus der Zusammensetzung der ausgeatmeten Luft die Zusammensetzung der Luft in dem Augenblick, wo sie die Bifurkatur der Trachea passiert, unter gewissen Voraussetzungen approximativ berechnen (Bohr).

Die Ergebnisse der Untersuchungen über die Spannung der Gase im Blut zeigen sehr erhebliche Abweichungen. Die Bestimmungen von Pflüger's

Schülern ergeben für die Spannung der Kohlensäure im arteriellen Blute im Mittel 2.8 Proc., für die im venösen Herzblute 3.8 bis 5.4 Proc. einer Atmosphäre. Die Spannung des Sauerstoffs ist im arteriellen Blute grösser als 10 Proc. einer Atmosphäre. Im arteriellen Peptonblut hat Fredericq die Spannung der Kohlensäure gleich 2.4—2.7 Proc. und die des Sauerstoffs gleich 12.8—14.8 Proc. einer Atmosphäre gefunden.

Da nun auf der anderen Seite die Tension der Kohlensäure in der Alveolarluft beim Hunde gleich 3.6 Proc. gefunden ist und der Partiardruck des Sauerstoffs in der Alveolarluft bei demselben Tiere etwa 15—16 Proc. beträgt, hat man daraus geschlossen, dass in der That der respiratorische Gaswechsel ganz einfach durch Ausgleich stattfindender Spannungsdifferenzen zu stande kommt.

Dem gegenüber ist Bohr entschieden aufgetreten. Er bestimmte die Spannung der Blutgase im strömenden Blut und analysierte zu gleicher Zeit die ausgeatmete Luft. Dabei fand er, dass die Spannung der Kohlensäure im arteriellen Blut niedriger als der Partiardruck der Kohlensäure in der Luft ist, welche die Bifurkatur der Trachea passiert, wie auch, dass die Spannung des Sauerstoffs im arteriellen Blut grösser ist als der Partiardruck des Sauerstoffs in der Bifurkaturluft. Aus diesen Erfahrungen scheint hervorzugehen, dass der respiratorische Gaswechsel nicht, wie man bis jetzt allgemein angenommen hat, nur durch Ausgleich vorhandener Spannungsdifferenzen erfolgt, sondern dass auch andere Mechanismen hierbei beteiligt sind. Als solche hebt Bohr vor allem eine sekretorische Thätigkeit der Lungenwand hervor, durch welche die Kohlensäure aktiv secerniert und der Sauerstoff aktiv aufgenommen werden sollte.



Figur 116 Lungenkatheter, nach Ludwig.

Bis jetzt sind die Ergebnisse von Bohr noch nicht von anderen Autoren bestätigt worden, und im allgemeinen hat man sich nur abweisend gegen dieselben verhalten. Dass seine Resultate von vornherein ganz plausibel sind, kann nicht verneint werden. Wissen wir doch schon längst, dass die Speicheldrüsen Kräfte entfalten, welche die Sekretion sogar bei einem Gegendruck unterhalten, der den arteriellen Blutdruck beträchtlich übertrifft. In ganz entsprechender Weise könnte man sich denken, dass die Lungen Kohlensäure aus dem Blute in solcher Menge secernieren, dass die CO_2-Spannung in der Alveolarluft grösser als die im arteriellen Blute wird, und dass umgekehrt die Lungen Sauerstoff aus der Alveolarluft mit einer solchen Gewalt anziehen, dass die Sauerstoffspannung im arteriellen Blute grösser als in der Alveolarluft wird.

Was nun die Versuche von Bohr betrifft, so hat man gegen dieselben geltend machen wollen, dass ein Zustand des Gleichgewichts zwischen den Blutgasen und dem mit dem Blute zusammengebrachten Gasvolumen (Areometerluft) innerhalb der Versuchsdauer nicht zustande gekommen ist. Dies kann in der That gegen die Mehrzahl

der Versuche bemerkt werden. Es finden sich aber unter den Versuchen Bohr's einige, bei welchen die Ergebnisse durch diese Fehlerquelle nicht getrübt sind. In diesen Versuchen hat nämlich der Sauerstoffgehalt des Gasvolumens zugenommen und der Kohlensäuregehalt dagegen abgenommen. Hier kann daher keine Rede davon sein, dass wegen der Langsamkeit der Gasdiffusion die Ergebnisse unrichtig ausgefallen sind. Wir finden z. B. in der Luft *vor* dem Versuch 20.40 Proc., *nach* dem Versuch 20.44 Proc. Sauerstoff, was einer Tension von 143.9 mm Hg entspricht, während die mittlere Spannung des Sauerstoffes in der Bifurkaturluft 127.4 mm beträgt. Andere Versuche dieser Art sind die folgenden:

Sauerstoff.

Areometerluft vor der Blutströmung	nach der Blutströmung	Bifurkaturluft
11.64 Proc.	14.35 Proc.	13.52 Proc.
	(= 101.2 mm)	(= 95.4 mm)
17.07 Proc.	17.8 Proc.	15.87 Proc.[1])
	(= 124.7 mm)	(= 109.8 mm)
19.2 Proc.	20.4 Proc.	18.55 Proc.
	(= 143.6 mm)	(= 130.4 mm)

Kohlensäure.

Areometerluft vor der Blutströmung	nach der Blutströmung	Bifurkaturluft
0	0	9.9 mm
6.07 Proc.	2.47 Proc.	4.05 Proc.
	(= 17.4 mm)	(= 34.6 mm)
8.5 Proc.	4.20 Proc.	5.75 Proc.
	(= 29.7 mm)	(= 40.6 mm)

Ich kann daher nicht finden, dass die beweisende Kraft dieser Versuche durch die betreffende Einwendung aufgehoben wird, obgleich ich zugebe, dass es, angesichts der grossen prinzipiellen Wichtigkeit dieser Frage, sehr wünschenswert ist, neue Versuche hierüber zu erhalten.

Für die Richtigkeit der Bohr'schen Auffassung sprechen gewissermassen auch Erfahrungen *über die Gase in der Schwimmblase bei Fischen*, die in grosser Tiefe gefangen werden. Diese bestehen bis zu 80 Proc. *aus Sauerstoff*. Nach Punktion der Schwimmblase und Entleerung ihres Gases sammelt sich wieder Sauerstoff in der Blase, *aber nur dann, wenn die zu ihr gehenden Nervenzweige unversehrt sind* (Bohr). Die Sauerstoffabgabe an die Schwimmblase scheint daher einen wirklichen Sekretionsprozess darzustellen.

In der letzten Zeit hat Frédericq Versuche mitgeteilt, laut welchen die Sauerstoffspannung im arteriellen Blute immer unterhalb des Partiardruckes des Sauerstoffes in der Alveolarluft bleibt und die Kohlensäurespannung in dem arteriellen Blute immer grösser als der Kohlensäurepartiardruck in den Alveolen ist.

An und für sich widerspricht dies nicht den Resultaten Bohr's, denn es ist ja für seine Anschauung nicht notwendig, dass die von ihm beobachteten Erscheinungen immer auftreten. Ein einziger, einwurfsfreier Versuch, der seine Angaben bestätigt, genügt ja, um zu zeigen, dass die Erklärung des Gaswechsels als eines einfachen Ausgleichs vorhandener Spannungsdifferenzen nicht vollständig richtig sein kann.

Wenn es sich durch fortgesetzte Versuche zeigen sollte, dass die Diffusionsgesetze in der That nicht genügen, um den respiratorischen Gas-

[1]) Die Proben der Atmungsluft wurden gleichzeitig mit der Areometerluft genommen.

wechsel zu erklären, so fragt es sich, an welche Kräfte man dann zu denken hat. Bohr stellt sich, wie schon erwähnt, vor, dass die Lunge wie eine Art secernierender Drüse wirkt, dass sie durch die Thätigkeit ihrer zelligen Elemente Sauerstoff aufnimmt und Kohlensäure abgiebt. Man kann sich aber, in Bezug auf die Kohlensäure wenigstens, auch vorstellen, dass während der Blutströmung durch die Lungen und das linke Herz chemische Veränderungen im Blute stattfinden, welche die Bindung der zurückbleibenden Kohlensäure derart modificieren, dass ihre Spannung im arteriellen Blut abnimmt. Es ist indessen nicht hier der Ort, diese Frage näher zu erörtern.

Im allgemeinen stellt man sich vor, dass die gesamte in den Lungen abgegebene Kohlensäure durch die Venen des grossen Kreislaufes dem kleinen Kreislauf zugeführt wird. Bei seinen Untersuchungen über die Respiration sprach schon Lavoisier die Vermutung aus, dass in den Lungen eine Kohlensäurebildung stattfände. In der neuesten Zeit haben Bohr und Henriques Versuche veröffentlicht, aus welchen sie nachweisen wollen, dass in der That ein sehr bedeutender Teil (2 bis 66 Proc.) der abgegebenen Kohlensäure in den Lungen gebildet wird. Diese Erscheinung dürfte, wenn sie sich bestätigt, etwa aus folgendem Gesichtspunkte zu deuten sein. Bei der in allen Organen des Körpers stattfindenden Verbrennung bildet sich nicht allein Kohlensäure, sondern auch eine Anzahl intermediärer Zersetzungsprodukte, welche dem Blut zugeführt und dort weiter oxydiert werden (vgl. S. 322). Nun wäre es nicht unmöglich, dass unter der Mitwirkung des Lungengewebes eine unter Umständen sehr umfangreiche Kohlensäurebildung aus diesen intermediären Zersetzungsprodukten stattfinden könne (vgl. jedoch die dieser Deutung widerstreitenden Angaben, S. 328).

§ 2. Der Gaswechsel zwischen Blut und Gewebsflüssigkeit.

Während seiner Strömung durch die Kapillaren giebt das Blut Sauerstoff an die Gewebe ab und erhält statt dessen Kohlensäure aus diesen. Wie dieser Gaswechsel in den Geweben stattfindet, darüber wissen wir zur Zeit noch sehr wenig. Da die Spannung des Sauerstoffs in den Geweben jedenfalls ausserordentlich gering ist, während nach Strassburg die Kohlensäurespannung daselbst diejenige des venösen Blutes nicht unbeträchtlich übertrifft (CO_2-Spannung im venösen Blut 42 mm Hg, im Darm 59, in der Galle 51, in saurem Harn 67 mm), so könnte ja dieser Gaswechsel als eine einfache Ausgleichung der stattfindenden Spannungsdifferenzen aufgefasst werden. Angesichts der Thatsachen, die wir soeben über die Lungenatmung kennen gelernt haben, ist es jedoch nicht unmöglich, dass die aktive Thätigkeit der Gefässwand hierbei irgend welchen Einfluss ausübte — darüber wissen wir aber vorläufig gar nichts.

Wie schon bemerkt, verliert das dem Körper entzogene Blut, wenn es bei Körpertemperatur aufbewahrt wird, an Sauerstoff, wogegen die Menge der Kohlensäure zunimmt. Wird Erstickungsblut mit Sauerstoff versetzt, so kann dieser Sauerstoff durch Auspumpen nicht vollständig wieder erhalten werden, sondern es tritt statt dessen eine nicht unbeträchtliche Steigerung der Kohlensäuremenge zum Vorschein. Die Grösse dieser Oxydation ist verschieden je nach dem Organe, welchem das Blut entnommen wird. Das aus gereizten Muskeln stammende Blut band 3 bis 4 Proc. Sauerstoff, das gemischte Blut des Herzens etwa 2 Proc., das der Lebervene einmal 0.8 Proc., einmal gar nichts; u. s. w.

(Ludwig und A. Schmidt). Es liegt natürlich am nächsten anzunehmen, dass die Sauerstoffzehrung von intermediären, den Geweben entstammenden Zersetzungsprodukten, die ins Blutplasma hineingekommen waren, bedingt wäre. Dies dürfte aber nicht der Fall sein, denn fortgesetzte Untersuchungen haben ergeben, dass nur die Blutkörperchen, nicht aber das Serum des Erstickungsblutes Sauerstoff chemisch binden, sowie dass die Lymphe erstickter Tiere, ebenso wie ihr Blutserum frei von reducierenden Substanzen ist. Hieraus scheint daher zu folgen, dass diejenigen Substanzen, welche die erwähnte Reduktion bedingen, gar nicht aus den Geweben in das Blut übertreten, sondern in den Blutkörperchen selbst sich bilden, indem diese bei ihrem Stoffwechsel gerade wie die übrigen Elementarorganismen im Körper Sauerstoff aufnehmen und Kohlensäure abgeben.

Die Spannung der Kohlensäure in der Lymphe des Brustganges ist geringer als die im venösen Blute. Dies könnte möglicherweise dadurch erklärt werden, dass die Lymphe während ihrer Strömung mit dem Blut der arteriellen Kapillaren in Diffusionsaustausch trete. Gegen diese Deutung kann aber bemerkt werden, dass dieselbe Erscheinung auch bei erstickten Tieren hervortritt.

§ 3. Die durch die Respiration hervorgerufenen Veränderungen der eingeatmeten Luft.

Die bei der Atmung abgegebenen Ausscheidungsprodukte sind Kohlensäure, Wasserdampf und möglicherweise einige andere noch nicht näher bekannte gasförmige Substanzen.

Die eingeatmete Luft enthält rund 79 Vol.-Proc. Stickstoff und 21 Proc. Sauerstoff, wenn wir vom Argon absehen. Hierzu kommt noch etwas Kohlensäure, welche in der atmosphärischen Luft nur 0,03 Proc., in Zimmerluft zuweilen bedeutend mehr beträgt, sowie Wasserdampf, dessen Menge aber sehr beträchtlichen Schwankungen unterliegt.

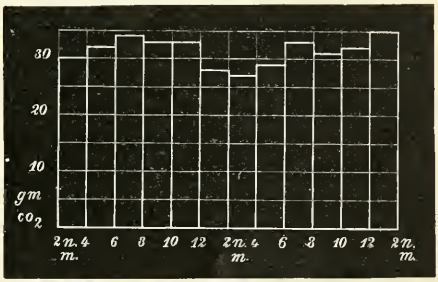
Die ausgeatmete Luft ist mit Wasserdampf gesättigt. Dieser stammt aber zum grössten Teil aus den zuführenden Luftwegen (vgl. S. 304); in welchem Masse gerade dieser Wasserdampf ein Produkt des Stoffwechsels darstellt, kann natürlich nicht entschieden werden.

Der Kohlensäuregehalt der exspirierten Luft zeigt bei verschiedenen Tieren und Individuen, sowie bei einem und demselben Individuum unter verschiedenen Umständen, je nach der Tiefe und Frequenz der Atembewegungen u. s. w., grosse Schwankungen. Im allgemeinen giebt man als Normalzahl für den CO_2-Gehalt der ausgeatmeten Luft beim Menschen 4,1 Vol.-Proc. an (Vierordt). Bei schnellerem und tieferem Atmen werden die Lungen besser ventiliert, und der Kohlensäuregehalt sinkt auf etwa 2,5—2,7 Vol.-Proc. herab. Dabei wird die pro Minute in der Exspirationsluft abgegebene CO_2-Menge zu gleicher Zeit grösser, was aber an und für sich nur einen Ausdruck für die bessere Ventilation der Lungen abgiebt und nichts darüber sagt, in welcher Weise die CO_2-Bildung und -Abgabe durch den veränderten Atmungstypus beeinflusst wird. Was dieser an und für sich betrifft, so lehren die darüber vorliegenden zahlreichen Untersuchungen, dass bei verstärkter Atmung die absolute CO_2-Menge in der That zunimmt, jedoch nicht infolge des grösseren Luft-

wechsels, sondern wegen der stärkeren Arbeit der Respirationsmuskeln, die selbstverständlich eine vermehrte Verbrennung und Kohlensäurebildung erzeugt.

Der Sauerstoffgehalt der ausgeatmeten Luft ist selbstverständlich geringer als der der eingeatmeten, und zwar nimmt sie in der Regel in einem höheren Grade ab, als der CO_2-Gehalt zunimmt. Wenn Kohlenstoff in Sauerstoff zu Kohlensäure verbrennt, so verändert sich das Gasvolumen nicht. Da nun die Menge des verschwundenen Sauerstoffes grösser ist als die der gebildeten Kohlensäure, so folgt daraus, dass Sauerstoff im Körper auch zu anderen Oxydationen als zu der des Kohlenstoffes verwendet wird. Man bezeichnet die Verhältniszahl zwischen der gebildeten Kohlensäure und dem verbrauchten Sauerstoff $\frac{CO_2}{O}$ als respiratorischen Quotienten.

Der Wert des respiratorischen Quotienten ist unter verschiedenen Umständen sehr verschieden, und zwar hängt er von denjenigen Nahrungsstoffen ab, die zur Zeit im Körper verbrannt werden. Die Kohlehydrate enthalten in ihrem Molekül gerade so viel Sauerstoff, als zur vollständigen Oxydation ihres Wasserstoffes nötig ist. Die Gesamtmenge des Sauerstoffes kann daher zur Oxydation ihres Kohlenstoffes verbrannt werden. Der respiratorische Quotient ist also, wenn ausschliesslich Kohlehydrate im Körper verbrennen, gleich 1.

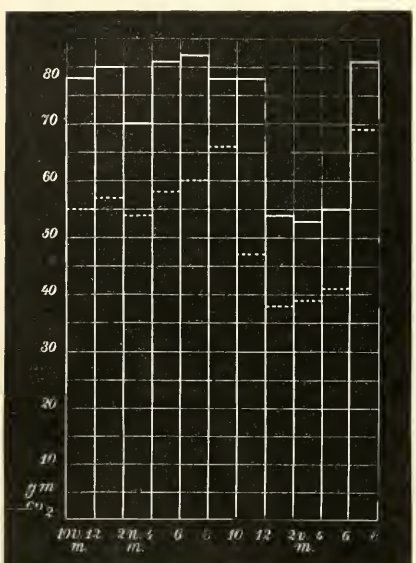


Figur 117. Die stündliche Kohlensäureabgabe bei einer Frau, welche die ganze Versuchszeit schlief und vor dem Versuch 5 Tage lang nur äusserst wenig genossen hatte.

Um vollständig oxydiert zu werden, brauchen das Fett und das Eiweiss mehr Sauerstoff als die Kohlehydrate, weil der in ihrem Molekül enthaltene Sauerstoff nicht zur vollständigen Oxydation des Wasserstoffs genügt. Infolgedessen wird der respiratorische Quotient, wenn diese Stoffe im Körper verbrennen, kleiner als 1, und zwar für das Fett 0.71 (das Fett enthält im Mittel 76.5 Proc. C, 12 Proc. H, 11.5 Proc. O) und für das Eiweiss 0.78 (Eiweiss [trockener Muskel] enthält 50.5 Proc. C, 7.6 Proc. H, 15.4 Proc. N und 20.97 Proc. O; davon werden 11.3 Proc. C, 2.8 Proc. H, 15.4 Proc. N und 11.44 Proc. O in Harn und Kot abgegeben; es bleiben also für die Abgabe durch die Atmung 39.2 Proc. C, 4.8 Proc. H und 9.53 Proc. O). Da es nur selten eintrifft, dass nur Kohlehydrate im Körper verbrennen, so wird der respiratorische Quotient in der Regel kleiner als 1 sein und kann bei gewöhnlicher Nahrung auf etwa 0.8 geschätzt werden.

Auf Trockenheit und 0° reduciert, hat also die ausgeatmete Luft ein geringeres Volumen als die eingeatmete. Wenn sie aber direkt gemessen wird, ist ihr Volumen grösser als das der Respirationsluft, was von dem Wasserdampf und der höheren Temperatur der Respirationsluft abhängt.

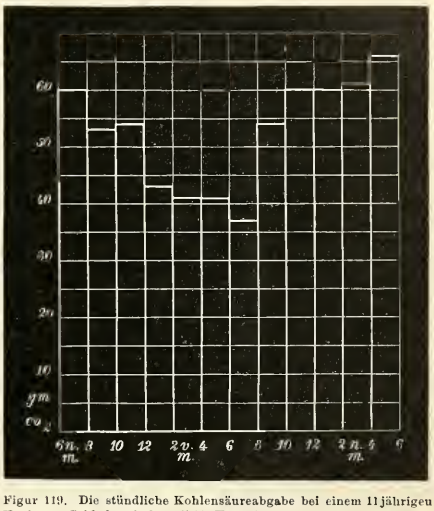
Wir nehmen an, dass die eingeatmete Luft (500 kbcm) eine Temperatur von 20° C. hat, dass sie bei dieser Temperatur mit Wasserdampf gesättigt sei (Spannung = 17.4 mm Hg). Die ausgeatmete Luft habe eine Temperatur von 37.5° C., sei mit Wasserdampf gesättigt (Spannung = 47.9 mm Hg) und habe 4.783 Proc. Sauerstoff verloren, statt dessen aber 4.380 Proc. Kohlensäure bekommen. Dann ist das nicht reducierte Volumen der ausgeatmeten Luft gleich 554.89, d. h. etwa $^1/_9$ grösser als das der eingeatmeten. Die Differenz wird selbstverständlich noch beträchtlicher, wenn die eingeatmete Luft kälter ist, als wir hier angenommen haben (Ewald).



Figur 118. Die ständliche Kohlensäureabgabe bei Nahrungsaufnahme (———, Mittel für drei Tage) und bei Hunger (, Mittel für fünf Tage). Die Bestimmungen sind an demselben Individuum (25jährigem Mann) gemacht. Schlaf in den Tagen mit Nahrungsaufnahme zwischen 12 Uhr mitternacht und 6 Uhr vormittag, in den Hungertagen zwischen 10 Uhr nachmittag und 6 Uhr vormittag.

Während der letzten Jahre ist die Frage, ob die ausgeatmete Luft giftige, gasförmige Bestandteile enthalte, lebhaft erörtert worden. — Brown-Séquard und d'Arsonval haben diese Frage an der Hand zahlreicher Versuche bejahend beantwortet. Sie fanden, dass Tiere, an welchen man das Kondensationswasser aus der Respirationsluft (auch sterilisiert) intravenös oder subkutan einspritzt, erkranken oder sterben. Auch fanden sie, dass, wenn eine Anzahl Tiere in mehreren verschiedenen nach einander geordneten Käfigen gehalten werden und ein Luftstrom durch diese Käfige in der Weise geleitet wird, dass jeder folgende Käfig die Luft aus dem vorangehenden bezieht, die Tiere in den ersten Käfigen keine krankhaften Erscheinungen darboten, während die Tiere, welche in den letzten Käfigen aufbewahrt wurden, an etwa denselben Symptomen erkrankten und starben wie die oben erwähnten Tiere. Da nun die Luft der letzten Käfige sehr reich an Kohlensäure (bis zu mehreren Procenten) war, könnte man glauben, dass die Erkrankungsursache darin liege. Dies scheint jedoch nicht der

Fall zu sein, denn man kann den giftigen Bestandteil durch Schwefelsäure aus der Luft entfernen, und dann leben die Tiere in dem letzten Käfige, trotz des hohen CO_2-Gehaltes, ganz vortrefflich. Der umgekehrte Versuch, die Kohlensäure zu entfernen, ist bis jetzt nicht einwandfrei gelungen, weil das gasförmige Gift von Alkalien zerstört werden soll. Die Widerstandsfähigkeit verschiedener Individuen gegen dieses Gift scheint ziemlich verschieden zu sein: während einige bei der zuletzt besprochenen Versuchsanordnung schon am ersten Tage sterben, sterben andere erst nach zwei Monaten und einige auch nach dieser Zeit nicht, wenn auch ihre Gesundheit mehr oder weniger leidet.



Figur 119. Die stündliche Kohlensäureabgabe bei einem 11jährigen Knaben. Schlaf zwischen $^1/_2$11 Uhr abends und 8 Uhr morgens.

Die Angaben von Brown-Séquard und d'Arsonval sind von vielen Autoren — von den meisten ohne Erfolg — nachgeprüft worden. Es ist nicht möglich, die Einzelheiten der Versuche hier zu besprechen; so wie sich die Frage zur Zeit beurteilen lässt, scheint es jedoch, dass die vielfach variierten Versuche von Brown-Séquard und d'Arsonval die beweiskräftigsten sind, und dass also die Exspirationsluft in der That gasförmige Bestandteile von noch nicht näher bekannten chemischen Eigenschaften enthält, welche auf den gesunden Tierkörper einen unheilvollen Einfluss ausüben. Da die Kohlensäure der Luft, ohne eine schädliche Wirkung auszuüben, bis auf etwa 4 bis 5 Proc. und höher steigen kann, ist es erlaubt zu schliessen, dass die gesundheitswidrigen Wirkungen einer durch die Atmung von Menschen und Tieren verdorbenen Luft gerade von diesem gasförmigen Gift bedingt sind.

§ 4. Die absolute Grösse des respiratorischen Gaswechsels.

Schon im Abschnitt über die Ernährung des Menschen habe ich mehrere hierher gehörige Angaben mitgeteilt. Ich verweise daher auf dieselben und stelle nur noch einige Angaben über die Variationen der Kohlensäureabgabe während der verschiedenen Stunden des Tages hier zusammen. Wie die körperliche Arbeit und die Wärmeregulation den Gaswechsel beeinflussen, wird in den Kapiteln XIV und XV besprochen werden.

Die Figuren 117 bis 119 stellen die CO_2-Abgabe für zweistündige Perioden dar. Wir sehen, wie sie im Schlaf wesentlich geringer ist als im wachen Zustande, und zwar verhält sich die CO_2-Abgabe im Schlaf zu der im wachen Zustande im Mittel wie 100:145. Dieser Unterschied scheint allein davon bedingt zu sein, dass die Muskeln, auch wenn eigentliche Körperbewegungen ausgeschlossen sind, im wachen Zustande fast immer mehr oder weniger gespannt werden, was einen stärkeren Stoffwechsel und also eine reichere CO_2-Abgabe verursacht. Je tiefer der Schlaf ist, um so schlaffer werden die Muskeln, und um so geringer wird die CO_2-Bildung.

ZEHNTES KAPITEL.

Die Gewebsflüssigkeit und ihre Bewegung.

Die Gewebsflüssigkeit stellt das für das Leben der Elementarorganismen notwendige Medium dar.

Sie ist zum Teil in der Substanz der lebendigen Gewebe imbibiert, zum Teil in grösseren oder kleineren Hohlräumen gesammelt. Unser ganzer Körper ist von solchen Hohlräumen, Safträumen, durchzogen; diese besitzen die mannigfachsten Formen, wie Spalten, Kanälchen, Scheiden, Säcke u. s. w., und zeigen auch in Bezug auf ihre Grösse die vielfachsten Variationen, indem einige, wie die sogen. serösen Säcke, das Peritoneum, die Pleurae, das Pericardium, die serösen Säcke, welche die nervösen Centralorgane umgeben, u. s. w., enorm gross sind, während andere nur mit starker Vergrösserung wahrgenommen werden können. Diese Safträume, welcher Art sie auch sein mögen, kommunicieren mit den Lymphgefässen und durch diese mit dem Blutgefässsysteme.

Die Gewebsflüssigkeit entstammt dem Blute und wird durch die Lymphgefässe wieder zum Blute geführt. Ausserdem werden Bestandteile der Gewebsflüssigkeit direkt in das Gefässsystem aufgenommen, indem sie in die die Gewebe durchziehenden Blutkapillaren übergehen.

Die Gewebsflüssigkeit bekommt aus dem Blute alle diejenigen Stoffe, welche für das Leben der Elementarorganismen notwendig sind; ferner erhält sie von den Elementarorganismen die bei deren Lebensprozessen gebildeten Produkte, sowohl solche, welche durch die dissimilatorische Thätigkeit entstehen, als auch Substanzen, welche durch synthetische Prozesse in dem einen oder anderen Organ gebildet und von anderen Organen verwertet werden. Daraus folgt, dass die Gewebsflüssigkeit in verschiedenen Organen eine verschiedene Zusammensetzung haben muss, da ja einerseits der Bedarf der einzelnen Organe an verschiedenen Substanzen, sowohl quantitativ als qualitativ, verschieden ist, und andererseits die assimilatorischen und die dissimilatorischen Produkte auch Verschiedenheiten darbieten.

Indessen besitzen wir zur Zeit keine vollständig durchgeführten Analysen über die Zusammensetzung der Gewebsflüssigkeit der verschiedenen Organe,

noch der von verschiedenen Organen strömenden Lymphe, sondern unsere Kenntnisse beschränken sich vorläufig nur auf die Zusammensetzung der gemischten, aus dem Brustgang zu erhaltenden Lymphe.

§ 1. Die chemischen Eigenschaften der Lymphe.

Die Lymphe ist, wie einer der Entdecker des Lymphgefässsystems, Olaus Rudbeck (1653), bemerkt, eine wasserhelle Flüssigkeit von salzigem Geschmack, die spontan gerinnt. Unsere jetzigen Kenntnisse sind nicht viel umfangreicher.

Die Lymphe enthält spärlich farblose Blutkörperchen. Ihre chemische Zusammensetzung stimmt qualitativ mit derjenigen des Blutplasmas überein; in quantitativer Hinsicht zeigen sich gewisse Differenzen, vor allem darin, dass die Lymphe ärmer an Eiweiss ist.

In der Hundelymphe fand Hammarsten fast gar keinen Sauerstoff, dagegen 37—53 Vol.-Proc. Kohlensäure. Es wird angegeben, dass die Kohlensäuretension in der Lymphe grösser ist als im arteriellen Blute, kleiner aber als im venösen.

Nach den bis jetzt vorliegenden Analysen enthält die Lymphe des Menschen 93.5—95.8 Proc. Wasser, 4.2—6.5 Proc. Fixa, 0.04—0.06 Proc. Fibrin, 3.5—4.3 Proc. Eiweiss, 0.7—0.8 Proc. Asche, 0.4—0.9 Proc. Fett, Cholesterin und Lecithin.

Die Menge der Lymphe, einschliesslich des Chylus, die durch den Brustgang u. s. w. täglich in das Blutgefässsystem hineinströmt, dürfte beim Menschen auf 1—2 Liter geschätzt werden können. Angesichts des durch die Kapillaren erfolgenden Übertritts von Lymphbestandteilen in das Blut scheint eine genaue Bestimmung der durch den Brustgang strömenden Flüssigkeitsmenge vorläufig kein grösseres Interesse darzubieten.

§ 2. Die Bewegung der Gewebsflüssigkeit.

Um die Bewegung der Gewebsflüssigkeit quantitativ zu bestimmen, legt man eine Fistel am Brustgang oder an einem grösseren Lymphgefäss an.

Die Menge der aus dem Brustgang strömenden Flüssigkeit ist sogleich nach der Operation wegen der bei der Einbindung der Kanüle stattgefundenen Stauung ziemlich gross, nimmt aber schnell wieder ab. Im weiteren Verlauf des Versuches kann die Lymphmenge dann entweder eine Zeit lang konstant bleiben, oder nimmt sie ununterbrochen ab; letzteres scheint die Regel zu sein.

Aus dem Hauptlymphgefäss einer Extremität bekommt man beim Hunde überhaupt keine Lymphe, wenn nicht ihre Strömung durch aktive oder passive Bewegung der Extremität beeinflusst wird. Hieraus folgt, dass der bei weitem grösste Teil der ohne Beihülfe von Bewegungen aus dem Brustgang strömenden Lymphe den Eingeweiden entstammt.

Die Lymphgefässe sind immer mit Lymphe gefüllt; der Druck der Lymphe beträgt in den Hals-Lymphstämmen beim Hunde und Pferde etwa 10—20 mm Sodalösung. Die Geschwindigkeit der Lymphströmung ist, wie aus dem schon Bemerkten hervorgeht, viel geringer als die Geschwindigkeit des Blutes in Gefässen entsprechender Grösse.

Unter denjenigen Kräften, welche die Lymphströmung unterhalten, ist in erster Linie die Gewebsspannung zu nennen, welche durch die Elasticität der Gewebe ausgeübt wird; jede Vermehrung der Gewebsflüssigkeit muss natürlich die Gewebsspannung erhöhen und also die Lymphströmung beschleunigen. In derselben Richtung wirken auch die Bewegungen der einzelnen Körperteile, gleichgültig, ob sie aktiv oder passiv sind, indem dadurch, wie wir schon bei der Darstellung der Blutströmung in den Venen ausgeführt haben, der auf die Lymphspalten und die Lymphgefässe wirkende Druck erhöht wird. Ausserdem finden sich überall in den tendinösen und fascinösen Bildungen Momente, welche teils regelmässig wiederkehrend, rhythmisch, teils willkürlich und mehr zufällig auf die Strömung der Gewebsflüssigkeit einwirken.

Bei gewissen Tieren (Ratten, Meerschweinchen) führen die Wandungen der Lymphgefässe rhythmische Kontraktionen aus, und bei den Batrachiern wird die Strömung der Lymphe von den sogen. Lymphherzen — kleine kontraktile Gebilde an beiden Seiten des Coccyx und unterhalb der Scapula — wesentlich begünstigt, indem diese durch ihre Kontraktionen den Inhalt der genannten Gefässe in die V. iliaca communicans, bezw. in die V. jugularis hineintreiben.

Die aus den Darmzotten durch die Chylusgefässe ausströmende Flüssigkeit wird durch Kontraktion der glatten Muskelzellen derselben ausgetrieben. — Endlich kommt noch die Ansaugung durch die Brusthöhle hierbei in Betracht, indem dieselbe auf die Entleerung des Brustganges in derselben Weise wie auf die der centralen Venen einwirkt.

Dass bei diesen Einwirkungen die Klappen der Lymphgefässe eine durchgreifende Bedeutung haben, leuchtet ohne weiteres ein.

Die glatten Muskeln der Cisterna chyli und des Brustganges wenigstens stehen unter dem Einfluss des centralen Nervensystems. Für die Cisterna enthält der linke Splanchnicus erweiternde und, obgleich in geringerer Zahl, verengernde Nerven. Die motorischen Nerven des Brustganges finden sich im Brustsympathicus: auch hier sind die erweiternden Fasern den verengernden an Leistungsfähigkeit überlegen. Von verschiedenen centripetalen Nerven her können vor allem die erweiternden Nerven des Brustganges und der Cisterna reflektorisch beeinflusst werden (Gley und Camus).

§ 3. Die Bildung der Gewebsflüssigkeit.

Da der Blutdruck in den Kapillaren höher als die Spannung der umgebenden Gewebsflüssigkeit ist, stellte man sich lange vor, dass letztere durch die Druckdifferenz aus den Blutkapillaren herausgepresst würde (Filtration), wobei osmotische Prozesse zwischen dem Blut und der Gewebsflüssigkeit auf die Menge und Zusammensetzung des Filtrates einen mehr oder weniger beträchtlichen Einfluss ausübten.

Gegen diese einfache und an und für sich sehr ansprechende Auffassung scheinen aber mehrere Thatsachen zu sprechen. Wenn man die Hals- und Armnerven an einem Tier durchschneidet und die Gefässe des Armes also dem Einfluss des Nervensystems entzieht, und dann das Halsmark reizt, infolgedessen sich die Gefässe überall im Körper nur nicht im Arme kontrahieren, so wird natürlich die Blutzufuhr zum Arme und der Blutdruck in dessen Kapillaren in hohem Grade gesteigert. Dessen ungeachtet wird die Menge der aus den Lymphgefässen des Armes durch passive Bewegungen strömenden Lymphe nicht im geringsten erhöht, sondern sie nimmt ganz wie vorher allmählich ab (Ludwig und Paschutin). Dasselbe findet man auch bei der Unterkieferdrüse, wenn man nach Durchschneiden des Halssympathicus das Halsmark und die Chorda tympani an einem atropinisierten Tiere reizt: die hierdurch gewaltig vermehrte Blutzufuhr zu der Drüse ruft keine Spur eines Oedemes hervor (Heidenhain).

In den Speichelgängen kann der Druck höher als der Blutdruck in der Carotis getrieben werden, und zwar werden die am Manometer gemessenen Druckkräfte durch die Thätigkeit der Drüsenzellen erzeugt, woraus folgt, dass der betreffende Druck auch in den Drüsenalveolen stattfinden muss. Dieser Druck wird sich in nur wenig verminderter Stärke durch die Alveolarwand hindurch auf die dieselbe umgebenden Lymphräume fortpflanzen. Trotzdem tritt fortwährend Flüssigkeit aus den Drüsenkapillaren heraus, und die Drüse schwillt zu kolossalen Proportionen an. Hier kommt also die paradoxe Thatsache zum Vorschein, dass durch die Nervenreizung ein Flüssigkeitsaustritt von den Kapillaren stattfindet, trotzdem der von aussen her wirkende Gegendruck beträchtlich grösser als der Blutdruck in den Kapillaren ist. Dass diese nicht durch den Druck der Gewebsflüssigkeit zusammengepresst werden, erklärt sich dadurch, dass die Blutkapillaren von einem aus radiierenden Fasern bestehenden Bindegewebe umgeben sind; wenn dessen Zwischenräume von Flüssigkeit gefüllt werden, werden diese Stützfasern das Zusammenpressen der Kapillaren verhindern (Starling).

Aus diesen Thatsachen scheint also hervorzugehen, dass bei der Bildung der Gewebsflüssigkeit nicht allein die Druckdifferenz und die osmotischen Vorgänge, sondern auch irgend welche specifische Prozesse in der Kapillarwand massgebend sind.

Diese Folgerung gewinnt durch die folgenden Erscheinungen nicht unerheblich an Wahrscheinlichkeit.

Wenn Curare an einem Tier eingespritzt wird, so wird dadurch die aus den Lymphstämmen strömende Flüssigkeitsmenge 3 bis 4mal grösser, ohne dass der Blutdruck in den Kapillaren ansteigt. Das Curare kann also gewissermassen als ein lymphtreibendes Mittel, Lymphagogon, bezeichnet werden.

Als solches steht es gar nicht isoliert. Es giebt im Gegenteil eine ganze Menge von Substanzen, welche in ganz entsprechender Weise auf die Lymphbildung ohne Druckerhöhung in den Kapillaren einwirken (Heidenhain). Zu diesen gehören z. B. Extrakte von Krebsmuscheln, Blutegeln, Anodontamuskeln und der Darmwand, verdünnte Lösungen von Eiereiweiss, Pepton u. s. w. Es liegt am nächsten, sich vorzustellen, dass diese Substanzen auf die Kapillarwand eine chemische Reizung ausüben und dieselbe zu einer

stärkeren sekretorischen Thätigkeit veranlassen, wenn man nicht annehmen wollte, dass die betreffenden Substanzen in irgend welcher Weise die physikalische Beschaffenheit der Kapillarwand veränderten, so dass sie für die Blutbestandteile leichter durchgängig würde.

Wenn man eine hyperisotonische Lösung von Kochsalz oder Zucker in die Blutgefässe einspritzt, so tritt binnen kurzem aus der Gewebsflüssigkeit eine grosse Menge von Wasser in das Blut, während zu gleicher Zeit das Salz oder der Zucker schnell aus dem Blute verschwindet. Es liegt nun sehr nahe anzunehmen, dass diese Erscheinungen von Differenzen des osmotischen Druckes bedingt sind, und dass der Uebertritt von Gewebsflüssigkeit in die Blutgefässe eine Abnahme der aus dem Brustgang strömenden Lymphmenge zur Folge hätte. Dies ist aber nicht der Fall: im Gegenteil wird der Lymphstrom in einem ausserordentlich hohen Grade verstärkt und zwar für eine sehr lange Zeit (Heidenhain).

Wie ist diese Erscheinung zu deuten?

Durch die reichliche Zufuhr von Wasser aus den Geweben wird die in den Blutgefässen befindliche Blutmenge wesentlich vermehrt, und es tritt, wie direkte Versuche von Bayliss und Starling nachgewiesen haben, in den centralen Venen eine Stauung ein, welche eine Zunahme des Venen- und also auch des Kapillardruckes in der Leber bewirkt. Nun kann man sich denken, dass dieser vermehrte kapillare Blutdruck in der Leber die Ursache der erhöhten Lymphbildung darstellt, da erfahrungsgemäss der grösste Teil der erhaltenen Lymphe der Leber entstammt.

Die Lymphe besitzt aber eine grössere osmotische Spannung als das Blut. Auch angenommen, dass der Austritt der Flüssigkeit aus den Blutgefässen eine Art von Filtration darstellt, so kann das Filtrat keine grössere osmotische Spannung als das Blut besitzen. Nun könnte es der Fall sein, dass die osmotische Spannung des Filtrates durch osmotischen Austausch mit den Geweben erhöht werden könnte, indem die Gewebe entweder Wasser aufnehmen oder Salze abgeben sollten. Gegen diese Möglichkeit spricht jedoch teils die Zunahme der Lymphmenge, teils die notwendige Folgerung, dass die Gewebe infolge der stattfindenden Wasseraufnahme oder Salzabgabe entweder an Wasser überreich oder an Salzen arm werden müssten. Streng genommen könnte dies ja bei der hier besprochenen, durch Injektion von Kochsalz oder Zucker erzeugten künstlichen Steigerung der osmotischen Spannung des Blutes der Fall sein. Die Versuche von Hamburger haben indessen gezeigt, dass auch die unter normalen Verhältnissen aus den Lymphstämmen der Extremitäten strömende Lymphe eine grössere osmotische Spannung als das Blut in den entsprechenden Gefässen hat.

Aus diesem allen scheint also hervorzugehen, dass rein physikalische Triebkräfte, wie Differenzen des Druckes und der osmotischen Spannung, nicht allein genügen, um alle die bei der Bildung der Gewebsflüssigkeit stattfindenden Erscheinungen zu deuten. Zur Zeit müssen wir uns also vorstellen, dass die lebendige Kapillarwand durch irgend einen sekretorischen Prozess bei der Bildung der Gewebsflüssigkeit beteiligt ist. Damit ist indes nicht gesagt, dass die rein physikalischen Faktoren hier nicht mitwirken können, obwohl es uns noch nicht möglich ist zu entscheiden, welche Rolle denselben und welche der aktiven Thätigkeit der Kapillarzellen zukommt.

Wenn diese Auffassung richtig ist, so werden die Kapillarzellen, wie die oben erwähnten Thatsachen zeigen, durch die verschiedensten Substanzen zur Thätigkeit veranlasst. Es liegt nahe anzunehmen, dass, auch bei ganz normaler Zusammensetzung des Blutes, im Blut sich solche Substanzen befinden.

Wie schon erwähnt, hat eine durch arterielle Hyperämie hervorgerufene Drucksteigerung in den Kapillaren keine Zunahme der Lymphbildung zur Folge. Dagegen bewirkt eine Drucksteigerung, welche durch eine Erschwerung des venösen Abflusses zustande kommt, in der Regel eine sehr bedeutende Zunahme der Lymphmenge. Dass letztere Thatsache nicht, wie man öfters angenommen hat, als eine Filtrationserscheinung erklärt werden kann, folgt mit grosser Wahrscheinlichkeit aus den ganz entgegengesetzten Erscheinungen bei der arteriellen Hyperämie. Vielmehr liegt die Annahme nahe, dass bei der venösen Stauung die im Blute vorhandenen lymphtreibenden Stoffe sich in grösserer Menge ansammeln und also eine stärkere Reizung auf die Kapillarzellen ausüben (Hamburger).

Die folgenden Erscheinungen sprechen sehr kräftig für eine aktive Beteiligung der Kapillarzellen bei der Bildung der Gewebsflüssigkeit. Die verschiedenen Organe haben einen hinsichtlich seines Umfanges und seiner Art sehr verschiedenen Stoffwechsel, sie brauchen verschiedene Substanzen in einer sehr verschiedenen Menge. Eine milchende Kuh z. B. sondert täglich aus ihren Milchdrüsen 25 Liter Milch mit etwa 12.5 g Kalk aus. Da nun Lymphe nur etwa 0.018 Proc. Kalk enthält, müssten, wenn der Austritt des Kalkes durch Filtration stattfände, nicht weniger als 236 Liter Flüssigkeit in den Milchdrüsen austreten, um den Kalkbedarf derselben zu decken.

Dieser Austritt von Kalk könnte durch Osmose stattfinden. Es ist allerdings zur Zeit nicht möglich, diese Annahme an der Hand direkter Beobachtungen zu erörtern, es scheint aber, dass uns auch hier grosse Schwierigkeiten begegnen.

Unmöglich ist sie aber nicht angesichts der verhältnismässig grossen, in den Körperflüssigkeiten vorhandenen Kalkmenge. Die Schilddrüse vermag es aber, das nur in ungeheuer geringen Mengen im Körper vorkommende Jod in einer an Jod sehr reichen Verbindung aufzuspeichern (Baumann): hier können wir kaum vermeiden, an ein spezifisches Selektionsvermögen zu denken, kraft dessen die Drüse das für ihre Thätigkeit notwendige Jod aus dem Blute anzieht. Da aber die Drüsenzellen nicht an den Kapillarzellen festgewachsen, sondern durch Lymphspalten von denselben getrennt sind, können diese die betreffende Auswahl nicht selbst treffen, sondern müssen es den Kapillarzellen überlassen, dies zu thun. — Was von der Schilddrüse gilt, wird mit grosser Wahrscheinlichkeit auch von den übrigen Organen des Körpers gelten.

Endlich scheint die folgende von mehreren Nervenärzten beobachtete Thatsache, wenn sie richtig ist, ganz bestimmt zu beweisen, dass die Bildung der Gewebsflüssigkeit einen unter dem Einfluss des Nervensystems stehenden sekretorischen Prozess darstellt. An hypnotisierten Menschen kann man unter Umständen eine Blase, d. h. einen beträchtlichen lokalen Flüssigkeitsaustritt suggerieren, wenn man z. B. eine gewöhnliche Briefmarke auf die Haut klebt und der Versuchsperson bestimmt versichert, man habe ihr eine spanische Fliege administriert. Die sonst zur Erklärung des Flüssigkeitsaustritts aus dem Blute herbeigezogenen Umstände lassen uns hier ganz und gar im Stich.

Gegen diese Überlegungen könnte man noch einwenden wollen, dass die Kapillarwand doch so dünn ist, dass man sich nur schwierig entschliesst, anzunehmen, dass der Flüssigkeitsaustritt nicht durch Filtration stattfindet. Es zeigt sich aber, dass andere lebendige tierische Membranen, wenn sie nur unverschrt sind, keine Filtration erlauben. Dies ist z. B. mit der Froschlunge und der Membrana Descemeti des Auges der Fall. Wenn sie getötet werden, filtrieren sie sehr gut; in lebendigem Zustande lassen sie aber

keinen Tropfen einer indifferenten Flüssigkeit hindurch. Auch die geringe Grösse der Kapillarzellen spricht nicht gegen die Annahme, dass sie eine kräftige sekretorische Thätigkeit entfalten können. Sie leben ja mitten in dem Blute und brauchen also keine Reservevorräthe in sich aufzuspeichern.

§ 4. Anhang. Die Resorption aus den serösen Räumen.

Aus der Gewebsflüssigkeit treten nicht allein Wasser, sondern auch darin gelöste Stoffe in die Blutgefässe hinein, wie daraus hervorgeht, dass subkutan, ohne jede Verletzung der Blutgefässe eingespritzte Lösungen an einer Extremität, welche nur durch ihre Blutgefässe mit dem übrigen Körper im Zusammenhang steht, demnoch resorbiert werden (Magendie).

In der letzten Zeit ist die Resorption von Flüssigkeiten aus den serösen Höhlen, der Peritoneal-, Pericardial- und Pleurahöhle, näher untersucht worden. Dabei hat sich unter anderem folgendes herausgestellt.

Seröse sowohl als nicht-seröse Flüssigkeiten, gleichviel von welcher Herkunft, werden aus diesen Höhlen resorbiert. Ist die eingeführte Flüssigkeit mit dem Blutplasma des Versuchstieres isotonisch, so bleibt sie es während der ganzen Resorptionsdauer. Ist sie es nicht, so wird sie es während des Resorptionsprozesses und bleibt es, bis die Resorption vollendet ist. Wenn eine hyperisotonische Lösung, z. B. eine 2proc. NaCl-Lösung, eingespritzt wird, so wird während des Resorptionsprozesses die osmotische Spannung der intraperitonealen Flüssigkeit, der osmotischen Spannung des Blutplasmas entsprechend, die einer 0.92proc. NaCl-Lösung; wenn man dagegen eine hypisotonische Lösung, z. B. eine 0.5proc. NaCl-Lösung injiciert, so nimmt während des Resorptionsprozesses die osmotische Spannung der intraperitonealen Flüssigkeit zu, bis sie die Spannung des Blutplasmas erreicht; in allen beiden Fällen bleibt sie bei diesem Wert, bis die Resorption vollendet ist.

Diese Veränderungen der osmotischen Spannung der injicierten Flüssigkeit scheinen unzweifelhaft von osmotischen Vorgängen zwischen derselben und dem Blutplasma abzuhängen. Die Schwierigkeit liegt aber in der Erklärung der Resorption von Lösungen, welche gegenüber dem Blutplasma isotonisch sind oder es während ihres Aufenthaltes in der betreffenden serösen Höhle werden.

Man könnte sich denken, dass ihre Resorption durch die Lymphspalten erfolge. Was speziell die Pleurahöhle betrifft, so werden die dünnen Häute der oberflächlichsten Lymphgefässnetze bei der Inspiration entfaltet, und der Pleurainhalt kann durch die grobporöse Haut der Lymphgefässe eindringen und sich aus den oberflächlichen in die tieferen Röhren begeben, sofern auch diese auseinander gezogen werden. Wenn nun die Pleura bei der Exspiration wieder zusammenfällt, so wird der Inhalt der tieferen Netze in die grösseren Lymphstämme übertreten, weil die anatomischen Anordnungen den Rücktritt gegen die Pleurahöhle nicht erlauben (Dybkowski). Ähnliche Einrichtungen finden sich wohl auch bei den übrigen serösen Höhlen.

Die Resorption von Lösungen aus der Bauch- und Brusthöhle findet aber nicht allein durch die Lymphgefässe, sondern auch durch die Blutgefässe statt, und nach den meisten Autoren spielen diese bei diesem Vorgang die Hauptrolle.

Da nun auch isotonische Flüssigkeiten, wie man annimmt, durch die Blutgefässe resorbiert werden, würde man geneigt sein, hier, gleichwie bei der Absorption aus dem Darm, an eine spezifische Lebensthätigkeit der Endothelzellen zu denken. Gegen eine derartige Annahme spricht aber der Umstand, dass die Resorption trotz energischer Schädigung des Bauchfelles oder der Pleurae sowie auch an toten Tieren in etwa demselben Masse, wie beim unversehrten Tier stattfindet.

Die Resorption isotonischer Lösungen braucht also nicht eine aktive Zellenthätigkeit zu sein, obgleich eine solche damit nicht ausgeschlossen ist. Zur Erklärung derselben wird die Imbibition herbeigezogen. Alle Gewebe, lebendige wie tote, haben das Ver-

mögen, mehr Flüssigkeit in sich aufzunehmen, und zwar kann diese Aufnahme teils eine molekulare Imbibition, d. h. die Aufsaugung von Flüssigkeiten in homogenen Massen, teils eine kapillare sein, d. h. die Aufsaugung von Flüssigkeiten in die Poren poröser Massen. Man stellt sich nun vor, dass durch Imbibition der ersten Art Flüssigkeit in die homogene Kittsubstanz des Peritonealendothels aufgesogen werde; durch denselben Prozess befördere das subendotheliale Bindegewebe die Flüssigkeit weiter, und endlich helfen die Blutkapillaren sowohl mittelst molekularer Imbibition (Aufnahme in die Kittsubstanz des Kapillarendothels), wie mittelst kapillarer Imbibition (Aufnahme in das Lumen der feinsten Blutgefässe) die Aufsaugung aus der Bauchhöhle zu vollenden (vgl. S. 284).

Indessen ist die Imbibitionsfähigkeit der Gewebe beschränkt, und ein bestimmtes Gewebevolumen kann nur ein beschränktes Flüssigkeitsquantum aufnehmen. Nach einiger Zeit würde eine maximale Quellung erreicht sein und fortbestehen bleiben, wenn nicht die in die Blutkapillaren aufgenommene Flüssigkeit durch den Blutstrom fortwährend fortgeführt und immer wieder durch neue ersetzt würde. In der That befördert die Durchspülung der Blutgefässe eines toten Tieres mit frischem Serum die Resorption sehr wesentlich (Hamburger).

Während ihres Aufenthaltes in der serösen Höhle wechselt die eingespritzte Flüssigkeit Bestandteile mit dem Blutplasma aus; man findet z. B. nach Injektion einer mit dem Blutplasma isotonischen Na_2SO_4-Lösung eine bedeutende Menge NaCl, weiter Natriumphosphat und Eiweiss in der isotonisch bleibenden intraperitonealen Flüssigkeit.

Aus den serösen Höhlen werden nicht allein Lösungen, sondern auch feste Körperchen, wie Milchkugeln, Karminkörnchen u. s. w. resorbiert, und zwar nur durch die Lymphgefässe, wahrscheinlich vermöge des oben beschriebenen Mechanismus. Auch an einem toten Tiere kann man durch künstliche Nachahmung der Atembewegungen eine gleiche Resorption erzielen. Es ist nicht unmöglich, dass bei der erfahrungsgemäss verhältnismässig langsam erfolgenden Resorption seröser (kolloider) Flüssigkeiten die Lymphgefässe in einem hervorragenden Grade beteiligt sind.

Auch die Leukocyten spielen bei der Resorption fester Partikelchen aus den serösen Höhlen eine nicht zu unterschätzende Rolle, indem sie diese Partikelchen fressen und sie durch ihre Bewegungen aus den Höhlen fortführen.

Was von den serösen Höhlen gesagt ist, gilt der Hauptsache nach auch von der Resorption aus anderen Lymphräumen.

Wir dürfen uns aber nicht vorstellen, dass die hier besprochenen Mechanismen überall und ausschliesslich thätig sind, denn z. B. bei der Absorption von Flüssigkeiten durch die Froschhaut scheint es ziemlich sicher zu sein, dass die Epidermiszellen aktiv mitwirken, indem sie Flüssigkeit von aussen aufnehmen und nach innen abgeben, wie daraus hervorgeht, dass die überlebende Froschhaut, wenn sie auf beiden Seiten von einer gleich starken NaCl-Lösung umgeben ist, die Flüssigkeit von ihrer äusseren Seite zu der inneren treibt — eine Erscheinung, die bei der toten Froschhaut nicht beobachtet wird. Inwiefern bei den höheren Tieren etwas Entsprechendes vorkommt, darüber lässt sich zur Zeit nichts sagen (Reid).

ELFTES KAPITEL.

Die Wechselwirkungen der Organe im Tierkörper.

Obgleich die einzelnen Organe, ja, die einzelnen Elementarorganismen auch bei den Metazoen zu einem gewissen Grade ihr selbständiges Leben führen, stehen sie doch vielfach in Abhängigkeit von einander, und nur so kann aus der Thätigkeit der unzähligen kleinsten Teile der einheitliche Gesamtkörper resultieren.

Diese Abhängigkeit der einzelnen Körperteile von einander wird in erster Linie durch das Nervensystem bewirkt. Im Vorhergehenden haben wir schon zahlreiche Beispiele davon kennen gelernt, und bei der Darstellung der Verrichtungen des centralen Nervensystems werden wir auf diesen Gegenstand noch zurückkommen müssen. Hier werden wir nur die anderen, bisher bekannten Wechselwirkungen berücksichtigen.

§ 1. Die osmotischen Erscheinungen.

Die osmotischen Erscheinungen spielen bei den gegenseitigen Beziehungen der Organe ohne jeden Zweifel eine gewisse Rolle, deren Bedeutung und Einfluss zur Zeit noch nicht genügend aufgeklärt sind. Alle Zellen des Körpers sind — wenngleich einzelne nur in einer Richtung — für Wasser durchgängig. Wenn im Körper weder eine Zufuhr noch eine Abgabe von Salzen stattfände, so würde nach einer gewissen Zeit durch Wasseraufnahme oder -Abgabe nicht nur in allen Zellen derselbe osmotische Druck herrschen, sondern es würden auch alle freien Flüssigkeiten im Körper eben diesen Druck haben. Überall würde zwischen Zellflüssigkeit und der die Zelle umspülenden Flüssigkeit ein Gleichgewichtszustand bestehen, nachdem der Austausch zwischen Wasser und event. Salzteilchen beendet worden ist.

Dieser Zustand absoluten Gleichgewichts des osmotischen Druckes innerhalb des ganzen Organismus hört aber und zwar für das ganze System sofort auf, wenn an einer Stelle der osmotische Druck sich ändert, indem neue Moleküle in Lösung gehen oder aus der Lösung ausfallen. Wenn der osmotische Druck in der Zelle infolge einer Zunahme der gelösten Moleküle erhöht wird, so können folgende Erscheinungen hervortreten: 1) wenn die Zellwände vollkommen durchlässig sind für die Salzmoleküle, so werden diese, in ihrem Bestreben sich auszudehnen, aus der Zelle in deren Umgebung wandern, sich also vom Orte höherer Koncentration nach solchen niedrigerer begeben — bis allenthalben wieder Gleichgewicht herrscht; 2) wenn die Zellwand für die Moleküle undurchgängig ist, dann werden sie, um sich auszudehnen, auf die Wand einen Druck ausüben,

und Wasser wird aus der Umgebung in die Zelle dringen. Dadurch wird die Flüssigkeit in unmittelbarer Nähe der Zelle concentrierter und wirkt nun in gleicher Weise wieder wasseranziehend auf ihre Umgebung, und so entsteht eine Bewegung des Wassers, die sich weiter fortpflanzt, bis die Druckunterschiede so klein geworden sind, dass die Bewegung erlischt. Noch ist ein dritter Fall denkbar, nämlich der, dass die Zellwand für die Salzmoleküle nicht absolut, sondern nur unvollkommen durchgängig ist: dann wird gleichzeitig eine Auswanderung von Salzmolekülen aus der Zelle und ein Einströmen von Wasser stattfinden.

Für den einfachsten Fall, für die einzelne Zelle, hat demnach eine Änderung des osmotischen Drucks ihres Inhalts eine Bewegung zur Folge. Für einen Zellenkomplex werden sich nun die Ströme der einzelnen Zellen summieren, wenn sie gleichsinnig verlaufen, sie werden sich gegenseitig schwächen oder aufheben, wenn sie in entgegengesetztem Sinne einwirken. Demnach müssen wir uns den ganzen Organismus von unzähligen Strömen und Gegenströmen durchsetzt denken, die sich in unzähligen Variationen verstärken oder aufheben. Ein Augenblick vollkommenen Gleichgewichts wird während des Lebens niemals eintreten können, aber jederzeit herrscht im Körper das Bestreben, dieses Gleichgewicht zu erreichen. So können wir von vornherein wohl erwarten, dass der osmotische Druck verschiedener Körperflüssigkeiten zwar annähernd der gleiche, aber doch keinesfalls vollkommen der gleiche ist; desgleichen auch wird der osmotische Druck derselben Körperflüssigkeit nicht immer der gleiche sein, aber doch auch nur in engen Grenzen schwanken (Koeppe).

§ 2. Die durch die Stoffwechselprodukte vermittelten Einwirkungen der Organe aufeinander.

a. Allgemeines.

Durch ihre Stoffwechselprodukte wirken die Organe vielfach aufeinander ein, indem jene mit dem Blut zu den verschiedensten Körperteilen geführt werden und in der einen oder anderen Richtung die Thätigkeit der Organe beeinflussen.

Wenn durch die Thätigkeit des Verdauungsapparates Eiweiss in vermehrter Menge dem Blute zugeführt wird und infolgedessen die Eiweisszersetzung im Körper ansteigt, so dürfte wohl aller Wahrscheinlichkeit nach diese Steigerung der Eiweisszersetzung von dem direkten Einfluss des Eiweisses auf die Organe bedingt sein; d. h. die Thätigkeit des Verdauungsapparates hat ohne Mitwirkung des Nervensystems eine Zunahme der Zersetzungen in vielen Körperteilen zuwegegebracht (vgl. S. 88).

Bei der Muskelarbeit wird die Atmung verstärkt, was, wie wir eben gesehen haben, wesentlich durch den direkten Einfluss der bei der Muskelarbeit gebildeten Stoffwechselprodukte auf das Atmungscentrum hervorgerufen wird (vgl. S. 315).

Bei stärkerer Zersetzung von Eiweiss bildet sich Harnstoff in grösserer Menge, und die Nieren kommen dadurch in stärkere Thätigkeit, was nach unseren jetzigen Kenntnissen wesentlich von einer durch den Harnstoff bewirkten Reizung der Nieren bedingt ist (vgl. Kap. XIII).

Verschiedene Zersetzungsprodukte des Eiweisses, welche sich in verschiedenen Körperteilen bilden, werden mit dem Blut in die Leber geführt und dort zu Harnstoff verwandelt (vgl. S. 355).

Nicht allein durch die beim Stoffwechsel gebildeten Zersetzungsprodukte kann das eine Organ auf das andere einwirken. Es kommt auch vor, dass, wahrscheinlich durch synthetische Prozesse, in einem Organ Substanzen gebildet

werden, die wenigstens keine wirklichen Zersetzungsprodukte darstellen, in das Blut hineinkommen und für die Leistungen des Körpers von hervorragender Bedeutung sind. Solche Substanzen, deren chemische Beschaffenheit uns zum grössten Teil gar nicht bekannt ist, werden wenigstens von den Testes, der Thyreoidea, den Nebennieren, dem Pankreas und den Nieren gebildet, und es ist sehr möglich, dass auch andere und vielleicht alle Organe eine derartige sogen. innere Sekretion haben.

b. Die Hoden.

Schon längst weiss man, dass Tiere und Menschen nach Kastration eine Reihe von Störungen darbieten. Ein Stier, der kastriert wird, büsst seine ungestüme Kraft zum grössten Teil ein und wird ein verhältnismässig sanftes und ruhiges Tier. Wenn ein Knabe kastriert wird, wechselt er nicht, wie es sonst der Fall ist, zur Zeit der Geschlechtsreife seine Stimme, sondern diese behält vielmehr die hohe Lage der kindlichen Stimme; die Kraft und Ausdauer des Kastraten sind nicht die eines erwachsenen Mannes, seine Muskeln sind in der Regel schlaff, und statt dessen zeigt der Körper nicht selten ein gedunsenes Aussehen und eine grosse Fettleibigkeit. Abgesehen von ihren Geschlechtsfunktionen, welche zur Brunstzeit gewaltige körperliche und geistige Erscheinungen hervorrufen, üben die Hoden also auch sonst eine sehr bedeutungsvolle Einwirkung auf den Gesamtkörper aus.

Man könnte sich denken, dass dieser Einfluss in irgend welcher Art durch die centripetalen Nerven der Hoden vermittelt würde. Auch wenn dies der Fall wäre — worüber zur Zeit uns nichts bekannt ist — so zeigt die Erfahrung, dass hierbei ausserdem spezifische, in den Testikeln gebildete und in Glycerin lösliche Stoffe einen sehr bedeutungsvollen Einfluss ausüben. Wenn man nämlich, wie dies Brown-Séquard zuerst gethan hat, die frischen Hoden eines Tieres mit Glycerin fein zerreibt, durch Filtration die Masse von ihren festen Bestandteilen befreit und das Filtrat subkutan einspritzt, so wird dadurch eine ganz merkwürdige Wirkung auf die Leistungsfähigkeit des Körpers erzielt. Diese Wirkungen können kurz als tonische, eutropische und dynamogene bezeichnet werden, d. h. die Injektion des Hodenextraktes steigert den Tonus und die Leistungsfähigkeit des neuro-muskulären Apparates und wirkt auf den körperlichen Zustand im allgemeinen günstig ein.

Das Hodenextrakt hat daher eine sehr verbreitete Anwendung bei der Behandlung verschiedener Schwächezustände gefunden. Allerdings hat man vielfach angenommen, dass die nicht zu leugnenden günstigen Wirkungen von einer Suggestion abhängig seien, denn bekanntlich kommt es ausserordentlich oft vor, dass ein an und für sich ganz unwirksames Mittel eine sehr ausgesprochene Verbesserung, ja Heilung allerlei nervöser Beschwerden hervorbringt, wenn nur die betreffenden Kranken davon überzeugt sind, dass sie durch das betreffende Mittel geheilt werden. Es hat sich aber durch meines Erachtens völlig einwandfreie Versuche herausgestellt, dass das betreffende Extrakt in grossem Masse die Wirkung der Muskelübung befördert, indem es teils die Leistungsfähigkeit des neuro-muskulären Apparates steigert, teils die Ermüdbarkeit vermindert, teils endlich die Erholbarkeit erhöht. Diese Wirkung dauert noch lange Zeit nach Abschluss der Übungen und Injektionen an und nimmt nur ganz allmählich ab (Pregl und Zotil). — Auch auf das vom Körper isolierte, blutdurchströmte Herz übt das Testikelextrakt eine deutliche, kräftigende Einwirkung aus (Hedbom).

In welcher Weise das Extrakt seine Wirkung ausübt, darüber können wir nichts Bestimmtes sagen, es lässt sich zur Zeit sogar nicht feststellen, auf welche Teile des zum Zustandekommen einer willkürlichen Muskelbewegung notwendigen komplicierten Systemes sich die Wirkung des Extraktes erstreckt, obgleich es nicht unwahrscheinlich ist, dass es in erster Linie das centrale Nervensystem beeinflusst.

Die wirksame Substanz des Extraktes ist noch nicht isoliert dargestellt worden und ist nur in Lösung bekannt. Dass die geformten Bestandteile der Hoden hierbei von keiner direkten Bedeutung sind, geht aus der Darstellungsweise des Extraktes hervor. Beim langsamen Eintrocknen der Samenflüssigkeit treten Krystalle auf, welche eine Verbindung von Phosphorsäure mit einer Base, $C_5H_{15}N$, dem Spermin, darstellen. Dieselbe Base ist auch bei in Alkohol aufbewahrten anatomischen Präparaten, in eingetrocknetem Hühnereiweiss u. s. w. beobachtet worden. Man hat ihr eine tonisierende Wirkung zugeschrieben. Es scheint jedoch, dass diese Base nicht die wirkende Ursache des Hodenextraktes darstellt.

c. Die Schilddrüse.

Unsere näheren Kenntnisse von der physiologischen Aufgabe der Schilddrüse datieren sich eigentlich von 1882, als J. L. Reverdin die Aufmerksamkeit auf die schweren Störungen lenkte, welche sich nach totaler Exstirpation der Drüse wegen Kropf beim Menschen einstellen. Kurz nachher wies er auf die grosse Ähnlichkeit dieser Störungen mit dem merkwürdigen Symptomenkomplex hin, welcher zuerst von Gull (1873) beschrieben und von Ord mit dem Namen Myxödema bezeichnet worden war.

Die Mitteilung Reverdin's veranlasste Schiff, aufs neue seine schon 1856 ausgeführten, aber unbeachtet gebliebenen Versuche über die Schilddrüsenexstirpation beim Hunde wieder aufzunehmen. Unter 60 von ihm operierten Hunden starben innerhalb 4 Wochen 59. Von nun an begann eine rege Thätigkeit, die physiologische Aufgabe der Schilddrüse klarzustellen, und sämtliche Beobachter kamen zu einem und demselben Resultat, dass nämlich die Ausschaltung der Thyreoidea beim Hunde in der Regel innerhalb einiger Tage oder Wochen zum Tode führt, dass sie beim Menschen sehr erhebliche Nahrungsstörungen verursacht, sowie dass jüngere Individuen nach dieser Operation schneller als ältere zu Grunde gehen.

Die nach der Ausschaltung der Thyreoidea erscheinenden Symptome sind sehr mannigfach und betreffen verschiedene Organsysteme des Körpers. Von seiten des Nerven- und Muskelsystems tritt zuerst ein fibrilläres Muskelzittern oder -Zucken auf. Die einzelnen Kontraktionen der Muskeln folgen beim Affen nach der gewöhnlichen Weise klonischer Krämpfe aufeinander; dann tritt eine Summation der Kontraktionen ein, und es erfolgen tetanoide Spasmen, bis schliesslich Rigidität und Kontraktur vorhanden sind. Neben diesen Symptomen kommen aber auch solche von herabgesetzter Nerventhätigkeit vor, die sich als motorische Lähmungen und Anästhesie äussern. Auch bringt die Thyreoidektomie nicht selten funktionelle Neurosen mit sich, wie z. B. Epilepsie u. s. w. Diese Störungen sind nicht peripheren Ursprungs, denn sie bleiben nach Durchschneidung der motorischen Nerven aus; auf der anderen Seite werden sie durch Abtragung der motorischen Zone der Grosshirnrinde nicht aufgehoben. Der Ausgangspunkt für die Muskelkrämpfe u. s. w. scheint also in den niederen Centren des centralen Nervensystems zu liegen, obgleich auch die höheren Nervencentren nach Thyreoidektomie, wie es ihre anatomischen Veränderungen nachweisen, sich nicht in ganz normalem Zustande befinden. Dies geht

übrigens auch daraus hervor, dass die motorischen Rindenfelder bei elektrischer Reizung bald ermüden, bis in den späteren Stadien der Krankheit, wenn die willkürlichen Bewegungen ausserordentlich langsam und unvollkommen werden, die Reizung überhaupt ohne merkbare Wirkung bleibt. Dasselbe gilt auch von der Reizung der Corona radiata und des Rückenmarkes. Auf der Höhe der Krämpfe ist dagegen die Reizbarkeit des ganzen Nervensystems deutlich gesteigert.

Auch diejenigen Hirnteile, die bei den psychischen Leistungen thätig sind, werden infolge der Ausschaltung der Thyreoidea funktionell herabgesetzt. Bei myxödematösen Menschen begegnet man einem Zustand von Gedankenschwäche, Reizbarkeit, Stupidität u. s. w., und ganz ähnliche Erscheinungen hat man bei Tieren beobachtet. Bei der Sektion von thyreoidektomierten Tieren hat man dementsprechend tiefeingreifende Veränderungen im ganzen Nervensystem gefunden.

An diese Störungen des neuromuskulären Apparates schliessen sich tiefeingreifende Ernährungsstörungen. Als erste und hervorstehendste Allgemeinveränderung wird von den meisten Autoren eine ganz akute Abmagerung angegeben. Beim Menschen und Affen sind die Vorgänge im Bindegewebe am interessantesten. In dem deutlich ausgesprochenen Frühstadium des Myxödems hat man bei den Affen eine Zunahme des Mucins konstatiert — ein Befund, der beim Menschen bestätigt worden ist. Im letzten Stadium der Erkrankung kann keine Vermehrung des Mucins mehr nachgewiesen werden, statt dessen treten aber neben der Abmagerung Veränderungen in den Bindegewebsfasern auf.

Ferner wird die Haut hart, rauh und trocken infolge des Verschwindens der Sekretion, die Haare fallen aus und werden dünn und grau.

Dass auch die Eingeweide infolge der Schilddrüsenexstirpation leiden, zeigen die Gefässerweiterung und die fettige und kolloïde Degeneration in den Nieren und in der Leber, die hyaline Entartung der Arterienwand u. s. w.

Endlich zeigen sich auch Störungen der Körpertemperatur und der Wärmeregulation. Während der Höhe der Muskelzuckungen hat man sehr oft eine beträchtliche Temperatursteigerung beobachtet. Wenn dieses Stadium vorüber ist, tritt dagegen eine ausgesprochene Temperaturerniedrigung ein; die Körpertemperatur fällt bei Affen bisweilen bis auf 33.3° C. herab. Auch beim Menschen ist die subnormale Temperatur eine der konstantesten Krankheitserscheinungen.

Man hat einige Zeit angenommen, dass diese Störungen nur von Nebenverletzungen bei der Operation bedingt wären. Dies ist aber entschieden unrichtig. Man kann die ganze Operation auf die gröbste Weise ausführen, und das Tier zeigt keins der charakteristischen Symptome, wenn man es nur unterlässt, die herausgeschälte Drüse zu entfernen. Auch wenn nur ein Teil der Drüse zurückgelassen wird, treten die Krankheitserscheinungen nicht hervor, und es zeigt sich eine aus den zurückgebliebenen Resten hervorgehende Hypertrophie. Endlich wird die Unzulänglichkeit der betreffenden Erklärung dadurch nachgewiesen, dass die intraperitoneale Transplantation der Schilddrüse das Tier so lange vor den Folgen der Thyreoidektomie schützt, als sich die überpflanzte Drüse in funktioneller Aktivität befindet; wenn sie aber atrophiert, so treten die gewöhnlichen Störungen ein.

Nun hat man auch bei Einspritzung von Schilddrüsenextrakt wie durch Verabreichung von Thyreoideapräparaten per os dieselbe günstige Einwirkung erzielt, d. h. man kann die schädliche Wirkung der Thyreoideaausschaltung durch künstliche Einführung von Schilddrüsensubstanz in den Körper vermeiden.

Hieraus folgt, dass die Thyreoidea irgend welche Substanzen bereiten muss, die für die normalen Vorgänge im Körper von durchgreifender Bedeutung sind, indem sie das Auftreten gewisser schädlicher Stoffe verhindern oder der Wirkung derselben entgegenarbeiten. Dass giftige Stoffe nach der Thyreoideaexstirpation in vermehrter Menge vorhanden sind geht daraus hervor, dass die Giftigkeit des Harns bei solchen Tieren erhöht ist.

Gegen die hier dargestellten Schlussfolgerungen könnte man bemerken wollen, dass es sich ausnahmsweise ereignet, dass ein Hund nach Exstirpation der Schilddrüse von dem betreffenden Symptomenkomplex nicht befallen wird. Diese Ausnahme dürfte aber nur eine scheinbare sein; man begegnet nämlich zuweilen accessorischen Schilddrüsen, welche den Verlust der Thyreoidea ersetzen können und also bewirken, dass die Thyreoideaexstirpationen nicht von den gewöhnlichen Symptomen begleitet wird.

Die Folgen der Thyreoideaexstirpation bei anderen Tieren können hier nicht berücksichtigt werden.

In der letzten Zeit hat man versucht, die wirksame Substanz aus der Drüse zu isolieren, und es ist in der That gelungen, nicht weniger als drei solche Substanzen darzustellen. Unter diesen ist das von Baumann entdeckte Thyreojodin die interessanteste.

Das Thyreojodin ist eine braungefärbte amorphe Substanz, welche sich beim Erhitzen unter starkem Aufblähen und unter Entwicklung eines an Pyridinbasen erinnernden Geruchs zersetzt. Es ist in Wasser fast unlöslich, in Weingeist schwer löslich. In verdünnten Alkalien löst es sich leicht und wird aus der Lösung durch Säuren wieder gefällt. Koncentrierte Natronlauge wirkt beim Erhitzen langsam zersetzend ein. Die Drüse kann Tage lang mit 10proc. Schwefelsäure gekocht werden, ohne dass der wirksame Bestandteil verloren geht.

Das Thyreojodin zeigt keine Eiweissreaktionen, enthält aber stets Phosphorsäure in organischer Verbindung (0.56 Proc. P.) und, was das wichtigste ist, wenigstens 9.3 Proc. Jod.

Das Thyreojodin, welches in der Schilddrüse nur zu etwa 0.3 Proc. vorkommt, hat eine ausgesprochene Wirkung auf die nach Thyreoideaausschaltung auftretende Erkrankung, und zwar ist es schon in sehr kleinen Mengen wirksam.

Die zwei anderen Substanzen, über deren chemische Eigenschaften hier nicht näher berichtet werden kann, sind von S. Fränkel und Drechsel & Kocher entdeckt; auch sie sollen auf thyreoidektomierte Tiere eine ausgesprochen günstige, wenngleich, wie es scheint, nicht sehr starke Wirkung ausüben. Aus diesem scheint also hervorzugehen, dass die Schilddrüse verschiedene wirksame Substanzen bildet, und es ist nicht unwahrscheinlich, dass jede dieser Substanzen ihre besondere Aufgabe haben kann.

Wenn ein gesundes Tier mit grossen Mengen von Thyreoidea gefüttert wird, so treten verschiedene Störungen: hochgradige Tachykardie, Polydipsie, Polyphagie, Polyurie auf. Die Quantität des Harnstickstoffs erhöht sich, Zucker erscheint nach einiger Zeit im Harn, und die Tiere fallen im Gewicht ab. Auch beim Menschen treten, wenn als Arzneimittel die Thyreoidea in zu grossen Dosen verabreicht wird, dieselben Symptome sowie Icterus, Albuminurie und Herzschwäche zum Vorschein. Hieraus scheint hervorzugehen, dass die in der Drüse gebildeten Substanzen, wenn sie im Überschuss im Körper anwesend sind, eine giftige Wirkung ausüben.

Nach den histologischen Untersuchungen über den Sekretionsvorgang in der Schilddrüse scheint man zu der Annahme berechtigt zu sein, dass der Follikelinhalt aus dem die Follikeln umgebenden Epithel abgegeben wird und durch Lücken in den Follikelwandungen, welche durch einfache Atrophie (kolloide Schmelzung) der Epithelzellen entstehen, von den Follikelräumen in die Lymphräume der Drüse übergeht. In den Lymphräumen wird der Follikelinhalt allmählich mit Lymphe verdünnt, verliert bald seine charakteristische Konsistenz und Färbbarkeit und wird durch die Lymphgefässe dem allgemeinen Kreislauf zugeführt.

Das Thyreoidealsekret ist, nach Andersson, keine einheitliche Substanz, sondern aus wenigstens zwei morphologisch trennbaren Bestandteilen zusammengesetzt: aus einer unfärbbaren Flüssigkeit, die in Form von Sekretbläschen von den Zellen ausgeschieden wird, und aus einer hyalinen, eiweissreichen Substanz, die Farbstoffe begehrlich aufnimmt und in Form von stark färbbaren Kügelchen ausgeschieden wird, die aber allmählich schon in den Lymphräumen der Drüse ihre Färbbarkeit verliert.

Nach Entleerung des Follikels legen sich die Zellen desselben aneinander und bilden den Anfang eines soliden Zellenhaufens, in welchem sich durch Sekretion der Epithelzellen wieder ein Lumen ausbildet, u. s. w.

d. Die Bauchspeicheldrüse.

Wenn an einem Säugetier (Hund, Katze, Schwein) das Pankreas, ohne dass irgend welche andere Nebenläsionen stattfinden, total exstirpiert wird, so tritt nach einigen Autoren ausnahmslos, nach anderen in der Regel, ein Diabetes mellitus, d. h. eine Zuckerausscheidung im Harn, schwerster Form auf (v. Mehring und Minkowski, de Dominicis 1889).

Die betreffende Zuckerausscheidung beginnt nicht immer unmittelbar nach der Operation. Sie zeigt sich bald früher, bald später, nimmt aber ausnahmslos in den nächsten 24 Stunden, meist auch am folgenden Tage allmählich an Intensität zu. In den meisten Fällen finden sich am 1. Tage nur Spuren bis zu 1 Proc., am folgenden Tage etwa 4—6 Proc., und erst am 3. Tage erreicht in der Regel die Zuckerausscheidung ihren Höhepunkt mit 8—10 Proc. und darüber. Wenn jetzt keine Nahrung zugeführt wird, beginnt alsbald der Zuckergehalt des Harns allmählich wieder zu sinken; er verschwindet aber selbst nach 7tägigem Hungern nicht vollständig. Bei reichlicherer Nahrungszufuhr kann der Zuckergehalt im Harn sogar 10 bis 12 Proc. betragen und die täglich ausgeschiedene Zuckermenge bei reiner Fleischkost bei einem Hunde von 15 kg Körpergewicht 102 g, und bei Zufuhr von Kohlehydraten noch viel höhere Werte erreichen.

Aus diesen Beobachtungen scheint hervorzugehen, dass das Pankreas für die normale Zersetzung der Kohlehydrate im Körper eine ausserordentliche Bedeutung hat. Es könnte jedoch auch der Fall sein, dass irgendwelche bei der Operation stattfindenden Nebenläsionen die Ursache der betreffenden Störung abgäben. Dies wird aber durch die folgenden Erfahrungen widerlegt. Wenn man bei der Exstirpation verhältnismässig sehr kleine Reste der Drüse in der Bauchhöhle zurücklässt, kommt es trotz der Operation zu keinem Diabetes. Wenn ferner bei der Operation zunächst ein Stück der Drüse so unter die Bauchhaut verpflanzt wird, dass es eine Zeit lang noch in Gefässverbindung mit der Abdominalhöhle bleibt und erst, nachdem es fest angeheilt ist, der Rest der Drüse aus der Bauchhöhle entfernt wird, so wird das Tier weder nach der Entfernung dieses intraabdominalen Drüsenrestes, noch nach Durch-

schneidung des Gefässstiels des subkutanen Stückes diabetisch; dagegen tritt die Zuckerausscheidung sofort in grösster Intensität auf, und der Zuckergehalt des Blutes wird erheblich erhöht, sobald das subkutane Pankreasstück durch einen an und für sich ganz unbedeutenden operativen Eingriff nachträglich entfernt wird. Hieraus folgt, dass weder die Nebenläsionen, noch der Mangel an Pankreassekret im Darm die Ursache der Zuckerausscheidung sein können. Das Pankreas übt also in der That einen spezifischen Einfluss auf die Umsetzung des Zuckers im Körper aus.

Wie sind nun die nach der Pankreasexstirpation auftretenden Störungen zu erklären?

Schon unter normalen Verhältnissen geht bei reichlicher Zufuhr von Zucker in der Kost ein Teil davon in den Harn über (alimentäre Glykosurie). Dabei verhalten sich verschiedene Zuckerarten in verschiedener Weise. Die Laevulose wird fast vollständig zersetzt, während Rohrzucker, Traubenzucker und besonders Milchzucker in verhältnismässig grossen Mengen in den Harn übergehen. Da nun nach der Pankreasexstirpation im Blute grosse Mengen von Zucker im Blute zirkulieren, so ist es selbstverständlich, dass auch im Harn Zucker erscheinen muss.

Kohlehydrate, die einem solchen Tiere in das Futter gegeben werden, verhalten sich sehr verschieden. Bei Zufuhr von Traubenzucker geht die gesamte gefütterte Zuckermenge in den Harn über. Die Maltose wird im Körper in Traubenzucker verwandelt und als solcher ausgeschieden. — Dagegen werden die linksdrehenden Kohlehydrate (Laevulose, Inosit) zum grossen Teil im Körper verwertet; jedoch werden sie zum Teil in Traubenzucker umgewandelt und als solcher im Harn ausgeschieden. Nach Fütterung mit Rohrzucker ist weder dieser noch Laevulose im Harn nachweisbar. Dagegen zeigt sich stets eine erhebliche Vermehrung der Traubenzuckerausscheidung. Vermutlich handelt es sich darum, dass der Rohrzucker invertiert wird und alsdann neben der hierbei entstandenen Dextrose auch ein mehr oder weniger grosser Teil der Laevulose als Traubenzucker in den Harn übergeht. Auch der Milchzucker scheint sich im Körper in Traubenzucker umzuwandeln und als solcher ausgeschieden zu werden, was jedoch noch nicht einwurfsfrei festgestellt ist.

Bei den nach Pankreasexstirpation diabetischen Tieren hat man ferner gefunden, dass das Glykogen frühzeitig bis auf Spuren aus der Leber verschwindet. Bei Tieren dagegen, bei welchen Teile des Pankreas in der Bauchhöhle zurückgeblieben waren, finden sich noch ziemlich erhebliche Mengen von Glykogen. Endlich kommt es bei Fütterung von Laevulose zu einer unter Umständen nicht unbeträchtlichen Ablagerung von Glykogen in der Leber, und, was sehr bemerkenswert ist, dieses Glykogen ist, wie gewöhnlich, ein rechtsdrehendes.

Nach Ausschaltung des Pankreas wird also die Fähigkeit des Körpers, aus der Dextrose Glykogen (oder Fett) zu bilden, aufgehoben.

Tiere, denen das Pankreas exstirpiert wurde, zeigen einen gesteigerten Zerfall von Organeiweiss, was am besten daraus hervorgeht, dass die Tiere trotz überreichlicher Ernährung ausserordentlich rasch abmagern, so dass sie mitunter in 14 Tagen ein Drittel ihres Körpergewichts und noch mehr einbüssen. Die Tiere leben also wesentlich auf Kosten ihrer eigenen Leibessubstanz. Da sie trotzdem reichlich Zucker im

Harn ausscheiden, so müssen die Tiere den Zucker nicht in gewöhnlichem Umfange zersetzen können.

Die Folgen der Pankreasexstirpation zeigen also, dass das Pankreas für den Ansatz von Kohlehydraten und für deren Umwandlung in Fett sowie für die Zersetzung von Zucker eine wesentliche Rolle spielt.

Als Erklärung dieser Einwirkungen des Pankreas auf die Umsetzung des Zuckers könnte man sich denken, dass in der Drüse eine Substanz gebildet wird, welche für den normalen Stoffwechsel des Zuckers notwendig ist, oder auch, dass in der Drüse eine irgend anderswo gebildete Substanz zerstört wird, deren Retention im Organismus die betreffenden Störungen hervorruft. Von diesen Annahmen scheint die erstere am wahrscheinlichsten zu sein, obgleich sich bis jetzt kaum ein bindender Beweis dafür vorfinden dürfte.

Dass die Abgabe dieser Substanz zum Blut zum Teil unter dem Einfluss des centralen Nervensystems steht, scheint aus einigen, hier nicht näher zu besprechenden Erfahrungen hervorzugehen.

e. Die Nebennieren.

Im Jahre 1855 gab Brown-Séquard an, dass die beiderseitige Exstirpation der Nebennieren binnen sehr kurzer Zeit den Tod zur Folge hätte. Spätere Untersuchungen haben diese Angabe im grossen und ganzen bestätigt. Der Tod tritt entweder in einigen Stunden oder Tagen ein, oder es kann auch Monate, ja Jahre bis zum Tode dauern. Ob im letzten Fall der Tod wirklich von der Ausschaltung der Nebennieren bedingt ist, ist sehr fraglich.

Wenn nämlich bei der Exstirpation der Nebennieren, die wegen ihrer Lage nicht selten sehr schwierig ist, ein wenn auch kleiner Teil von ihnen zurückgelassen wird, so geschieht es nicht selten, dass sich das Tier nach einer längeren oder kürzeren Erkrankung wieder vollständig erholt; aus den zurückgebliebenen Resten findet eine Regeneration statt, wie nach einseitiger Ausrottung der Nebenniere bei der anderen eine kompensatorische Hypertrophie erscheint. Endlich kommen accessorische Nebennieren sowohl bei Menschen als Tieren als gar keine seltene Erscheinung vor. Es ist daher sehr gut möglich, dass das lange Überleben operierter Tiere gerade davon abhängig ist, dass Reste der Nebennieren zurückgeblieben, oder dass accessorische Nebennieren vorgekommen sind.

Die nach der Nebennierenexstirpation auftretenden krankhaften Erscheinungen werden von Langlois beim Hunde in folgender Weise beschrieben. Nach der Operation erholt sich das Tier bald und kann eine Zeit lang gehen, trinken u. s. w. Sodann tritt die Erkrankung hervor und nimmt rasch zu; dabei ist es gleichgültig, ob das Tier 12 oder 36 oder 48 Stunden am Leben bleibt: nur während der letzten Stunden vor dem Tode beginnen die Symptome: Paresen in den Muskeln, Schwierigkeit bei der Atmung, beträchtliche Herabsetzung des Blutdruckes, geringe Retardation des Herzens. Die Parese beginnt in den hinteren Extremitäten und geht allmählich auf die Muskeln des Rumpfes und die Atemmuskeln über, und das Tier stirbt an Erstickung, sehr oft ohne Krämpfe, zuweilen aber mit Erstickungskrämpfen in den vorderen Extremitäten.

Das Blut der Tiere, an welchen die Nebennieren exstirpiert wurden, soll eine ausgesprochen toxische Wirkung ausüben. Wenn man nämlich einem solchen Tiere Blut

von einem anderen, in derselben Weise operierten Tiere einspritzt, so treten bei jenem binnen sehr kurzer Zeit die Lähmungserscheinungen hervor, welche sonst erst mehrere Stunden nach der Exstirpation erscheinen.

Wie schon erwähnt, führt die partielle Exstirpation der Nebennieren nicht immer zum Tod. Wenn indes das zurückgelassene Stück nur sehr klein ist, bieten die Tiere eine Reihe bemerkenswerter Erscheinungen dar: sie sind träger als sonst, ihr Körpergewicht nimmt rasch ab, sie werden bei körperlichen Anstrengungen sehr schnell müde. Allmählich gehen diese Störungen vorüber, und die Tiere erholen sich.

Diese Wirkungen scheinen wesentlich von einer Lähmung der Endplatten der motorischen Nerven im Muskel abhängig zu sein.

Die schweren Folgen, welche von der Ausschaltung der Nebennieren hervorgerufen werden, können nicht durch die Operation an und für sich oder von den dabei stattgefundenen Nebenläsionen verursacht sein. Dagegen spricht die Erfahrung, dass Reste der Nebennieren, welche unabsichtlich zurückgeblieben sind, genügen können, um das Leben zu retten: sowie die Thatsache, dass keine Erkrankung eintritt, wenn man die Nebennieren von allen ihren Verbindungen löst, so dass sie nur durch ihre Gefässe mit dem Körper in Verbindung stehen.

Die nach Exstirpation der Nebennieren auftretende Erkrankung ist also davon bedingt, dass diese Organe irgend eine wichtige Aufgabe für den Gesamtkörper haben.

Diese Aufgabe kann zweierlei Art sein: entweder zerstören sie irgend welche beim Stoffwechsel entstehenden Produkte, welche, wenn sie sich in grösserer Menge ansammeln, auf den Körper eine giftige Wirkung ausüben, oder sie bilden Substanzen, welche für die normale Thätigkeit des Körpers notwendig sind. Die nach Exstirpation der Nebennieren auftretenden Erkrankungen und ganz besonders der Einfluss, den die Einspritzung von Blut der ihrer Nebennieren beraubten Tiere auf andere in ähnlicher Weise operierte Tiere ausübt, scheinen ziemlich bestimmt für die erste Annahme zu sprechen. Auch wenn sie richtig ist, wird dadurch die physiologische Aufgabe der Nebennieren nicht vollständig aufgeklärt, denn die Einspritzung eines Nebennierenextraktes an Tieren, welche ihre Nebennieren eingebüsst haben, ruft für einige Zeit eine erhebliche Besserung der Symptome hervor, wie sie auch auf ganz gesunde, normale Tiere eine unverkennbare Wirkung ausübt. Die Nebennieren müssen also dem Blute eine oder einige spezifisch wirkende Substanzen abgeben.

Diese Substanzen sind dialysierbar; in Wasser, verdünntem Alkohol und Glycerin löslich, dagegen in absolutem Alkohol und Äther unlöslich; vertragen Trocknen bei 110° C. und Kochen, wenn dies nicht sehr lange dauert, und werden nicht von Säuren, wohl aber durch Alkalien zerstört.

Wenn das Extrakt direkt in eine Vene eingespritzt wird, so wirkt es schon in sehr geringen Mengen ausserordentlich kräftig: schon 0.0015 g der frischen Drüse pro kg Körpergewicht übt eine maximale Wirkung auf das Gefässsystem aus. Da aber die wirksame Substanz nur im Mark der Nebenniere enthalten ist, entspricht dies etwa 0.0005 g der frischen Marksubstanz oder etwa 0.0001 g der getrockneten, welche aber zum grössten Teil aus eiweissartigen, beim Kochen nicht in die Lösung übergehenden Stoffen besteht (Schäfer und Oliver).

Die allgemeinen Wirkungen einer Einspritzung dieses Extraktes sind beim Hunde folgende. Der Blutdruck nimmt sehr erheblich zu. Dies ist bedingt von einer starken Kontraktion der kleinen Arterien, welche auch bei durchschnittenem Halsmark oder nach Durchschneidung der entsprechenden Nerven, sowie am

Frosch mit zerstörtem centralen Nervensystem hervortritt und also zum grossen Teil wenigstens von einer Einwirkung des Extraktes auf die Gefässmuskulatur selbst hervorgerufen wird, was auch dadurch bezeugt wird, dass dabei die Depressorreizung keine Drucksenkung erzeugt. Nach einer Einspritzung dauert die Blutdrucksteigerung aber nur wenige Minuten und geht dann allmählich zurück. Bei durchschnittenen Vagi nehmen die Herzkontraktionen sowohl an Zahl als an Stärke zu. Dasselbe ist auch mit dem vom Körper isolierten Herzen der Fall. — Auch die Skelettmuskeln werden vom Extrakt beeinflusst: die Muskelkontraktionen werden höher und ausgezogener; diese Wirkung dauert länger als die auf das Gefässsystem. Die Körpertemperatur zeigt eine vorübergehende Zunahme.

Endlich wirkt das Extrakt auch auf das Nervensystem, indem das Centrum der hemmenden Nerven des Herzens dadurch erregt wird; die Atmung zeigt eine leichte Verflachung.

Nach Einspritzung des Extraktes treten also ganz entgegengesetzte Erscheinungen auf als nach der Exstirpation der Nebennieren: Zunahme des Muskel- und Gefässtonus im ersten Falle, Abnahme desselben im zweiten Falle. Es scheint also aus diesen Erfahrungen hervorzugehen, dass die Nebennieren Substanzen bilden, welche den Tonus der Skelettmuskeln und der Gefässmuskeln (inkl. des Herzens) zum grossen Teil wenigstens durch direkte Wirkung erhöhen.

Beim Kaninchen ruft die Einspritzung des Extraktes (wohl wegen zu grosser Dosen) den Tod hervor: das Tier wird in den hinteren Extremitäten paraplegisch, bekommt Dyspnoë und stirbt an allgemeiner Paralyse, wobei das Herz in der Diastole stillsteht.

Endlich wird angegeben, dass das Nervensystem nach Nebennierenexstirpation eine Reihe von Veränderungen darbietet: dass ein gewisser Zusammenhang zwischen der Entwicklung des Gehirns und der der Nebennieren stattfindet, indem die letzteren nur dann in normaler Weise entwickelt werden, wenn das Gehirn intakt ist; dass nach Nebennierenexstirpationen gewisse Veränderungen im Blute (Auftreten von Hämatoidinkrystallen, von schwarzem Pigment, braunen Körnchen u. s. w.) erscheinen.

f. Übrige Organe.

Einige Erfahrungen scheinen dafür zu sprechen, dass die Nieren nicht allein verschiedene Zersetzungsprodukte aus dem Körper entfernen, sondern auch eine oder einige für den Körper wichtige Substanzen an das Blut abgeben. Wenn die Nieren bei einem Tiere entfernt oder bei einem Menschen funktionsunfähig werden, so treten innerhalb weniger Tage die Symptome einer schweren Vergiftung, der sogen. Urämie, auf. Es liegt natürlich am nächsten anzunehmen, dass diese Symptome durch die Retention der sonst in den Harn ausgeschiedenen Zersetzungsprodukte verursacht seien. Dagegen scheint aber die Thatsache zu sprechen, dass man Kranke beobachtet hat, welche Wochen lang an Anurie gelitten haben, ohne die Erscheinungen der Urämie darzubieten. Brown-Séquard erklärt diese Krankheitsfälle dadurch, dass hier nur die Harnabsonderung, nicht aber die „innere Sekretion“ der Nieren aufgehoben sei. Als Stütze dieser Auffassung führt er Versuche an, bei welchen er an Tieren, deren Nieren exstirpiert wurden, und bei welchen die urämischen Symptome schon erschienen, durch Einspritzung eines wässerigen Nierenextrakts eine auffallende Besserung erzielt habe. Ferner hat E. Meyer gezeigt, dass nephrektomierte Tiere, welche infolge der Urämie schon eine periodische Atmung zeigten, durch intraperitoneale Injektion eines Nierenextrakts oder intravenöse Einspritzung von Blut eines normalen Tieres wieder anfingen, normal zu atmen. — Wenn wässeriges Nierenextrakt intravenös eingespritzt wird, so steigt der Blutdruck erheblich und für eine verhältnismässig lange Zeit. Die Ursache dieser Steigerung liegt zum grossen Teil wenigstens in einer Wirkung auf periphere Gefässcentren.

D'Arsonval giebt an, dass ein in Kälte gemachtes und sterilisiertes Muskelextrakt, wenn es an Fröschen eingespritzt wird, die Leistungsfähigkeit ihrer Muskeln in bedeutendem Grade erhöht.

Das Wasser- oder Glycerinextrakt der Hypophyse wirkt nach Oliver und Schäfer bei Einspritzung auf den Kreislauf in ganz derselben Weise wie dasjenige der Nebennieren, d. h. die kleinen Arterien kontrahieren sich, und die Leistungsfähigkeit des Herzens nimmt zu. Hier wie dort ist die Einwirkung wesentlich eine periphere. Zwischen den beiden Extrakten finden sich indessen folgende Unterschiede: das Hypophysenextrakt wirkt schwächer als das Nebennierenextrakt, die Wirkung ist aber anhaltender; auch übt es keine Wirkung auf das Vaguscentrum aus.

Das Extrakt der Milz erniedrigt zuerst den Blutdruck und erhöht ihn später ein wenig. Ferner soll es ebenso wie das Infus vom roten Knochenmark die Zahl der roten Blutkörperchen und den Gehalt des Blutes an Hämoglobin erhöhen (Danilewsky). — Nach Schiff und Herzen soll die Milz ausserdem auf die Bildung des Trypsins aus dem im Pankreas abgelagerten Zymogen in irgend einer Weise günstig einwirken.

ZWÖLFTES KAPITEL.

Der Abbau der Nahrungsstoffe im Körper.

Wie schon bemerkt, gehen die Nahrungsstoffe bei der im Körper stattfindenden Verbrennung nicht sogleich in ihre Endprodukte über, sondern werden allmählich in immer einfachere Substanzen gespalten, wobei wahrscheinlich Oxydations- und Reduktionsprozesse in rascher Aufeinanderfolge miteinander wechseln. Um diese Prozesse näher zu studieren, hat man die Umsetzungen untersucht, welche verschiedene in näherer oder entfernterer chemischer Beziehung zu den Nahrungsstoffen stehende organische Substanzen im Körper erleiden. So wichtig diese Untersuchungen und so bedeutungsvoll die Resultate auch sind, welche wir in der Zukunft auf diesem Gebiete zu erwarten haben, so müssen wir uns doch — wegen Mangel an Raum — darauf beschränken, nur die Umsetzungen der eigentlichen Nahrungsstoffe hier zu erörtern. Leider sind unsere hierher gehörigen Kenntnisse noch sehr mangelhaft, und die Ansichten der Autoren gehen daher in vielen der wichtigsten Punkte beträchtlich auseinander.

§ 1. Der Abbau des Eiweisses.

Wir haben gesehen, dass die Produkte der Eiweissverdauung schon in der Schleimhaut des Verdauungsrohres in die für den Körper eigentümlichen Eiweisskörper verwandelt werden. Bei ihrer Zersetzung spalten sich diese in N-haltige und N-freie Substanzen.

a. Die N-freien Zersetzungsprodukte des Eiweisses.

Zu den aus dem Eiweiss stammenden N-freien Körpern gehören, ausser der Kohlensäure, das Glykogen und wahrscheinlich auch die Fleischmilchsäure.

Nach Fütterung mit ausgekochtem Fleisch, Fibrin oder reinen Eiweisskörpern hat man eine Vermehrung des Leberglykogens beobachtet. An Tieren mit Pankreasdiabetes (vgl. S. 347) sowie an Menschen, die an der sogen. schweren Form der Zuckerharnruhr leiden, beobachtet man auch bei ausschliesslicher Fleischkost sowie beim Hungern Zucker im Harn, und zwar steht die Menge dieses Zuckers in der Regel in einem ganz bestimmten

Verhältnis (etwa wie 3 : 1, entsprechend rund 15 Teile Zucker auf 100 Teile Eiweiss) zu der ausgeschiedenen Stickstoffmenge, ist also von der Menge der im Organismus zersetzten Eiweisssubstanzen abhängig (v. Mering und Minkowski).

Inwiefern stets und unter allen Umständen die gleiche Menge von Zucker aus einer gegebenen Menge von Eiweiss entsteht, sowie über die Art und Weise, wie das Eiweiss bei seinem Abbau im Körper in N-haltige und N-freie Produkte gespalten wird, darüber lässt sich vorläufig nichts Bestimmtes sagen. Die Thatsachen, die uns aus der Zersetzung des Eiweisses ausserhalb des Körpers bekannt sind, geben uns aber keine Veranlassung zu der Vorstellung, dass im Körper Kohlehydrate direkt aus dem Eiweiss abgespalten werden sollten, und es ist daher viel wahrscheinlicher, dass sie durch eine mit tiefgehenden Spaltungen des Eiweisses verbundene Synthese entstehen.

Dafür, dass die Fleischmilchsäure eine der beim Abbau des Eiweisses im Körper entstehenden Substanzen darstellt, spricht vor allem die Thatsache, dass nach Leberexstirpation (bei Vögeln) die Menge der ausgeschiedenen Harnsäure bis auf Spuren abnimmt, während nunmehr der Harnstickstoff in Form von Ammoniumlaktat erscheint, und zwar ist die Menge der Milchsäure stets derjenigen des Ammoniaks proportional.

Bei der schweren Form der Zuckerharnruhr entstehen aus dem Eiweiss ausserdem β-Oxybuttersäure, Acetessigsäure und Aceton, deren genetische Beziehungen zu einander aus den folgenden Formeln hervorgehen:

$$\underset{\beta\text{-Oxybuttersäure}}{CH_3 \cdot CH(OH) \cdot CH_2 \cdot COOH} + O = \underset{\text{Acetessigsäure}}{(CH_3 \cdot CO) CH_2 \cdot COOH} + H_2O$$

$$\underset{\text{Acetessigsäure}}{(CH_3 \cdot CO) CH_2 \cdot COOH} = \underset{\text{Aceton.}}{\begin{matrix} CH_3 \\ CH_3 \end{matrix}\!\!>\!\!CO} + CO_2$$

b. Die N-haltigen Zersetzungsprodukte des Eiweisses.

Der Stickstoff des zersetzten Eiweisses verlässt den Körper hauptsächlich als Harnstoff, bei den Vögeln und Reptilien als Harnsäure. Ein Teil des Harnstoffes wird wahrscheinlich direkt aus dem Eiweiss abgespalten, denn auch bei der Zersetzung des Eiweisses durch chemische Agentien ausserhalb des Körpers wird Harnstoff in einer gewissen Menge gebildet (Drechsel).

Durch Behandlung von Eiweiss mit Salzsäure und Zinnchlorür erhält man unter anderem zwei Basen, Lysatin bezw. Lysatinin, welche zwei anderen im Tierkörper vorkommenden Basen, dem Kreatin und dessen Anhydrid, dem Kreatinin, homolog sind. Die Zusammensetzung dieser Basen ist nach Drechsel $C_6H_{13}N_3O_2$, bezw. $C_6H_{11}N_3O$. Beim Sieden mit Barywasser liefert das Lysatinin Harnstoff, und zwar ohne jede Oxydation, einfach durch Hydrolyse.

Nach einer Berechnung von Drechsel würden 100 Teile Eiweiss bei ihrer Spaltung im Körper in dieser Weise, ohne irgend welche Oxydation zu erleiden, 3,8 Teile Harnstoff liefern können, wenn nämlich das Lysatinin völlig in dieser Richtung zersetzt wird. Da ferner 100 Teile Eiweiss im ganzen 34,3 Teile Harnstoff liefern, so folgt, dass etwa $^1/_9$ der gesamten zur Ausscheidung gelangenden Harnstoffmenge durch einfache Spaltung aus dem Eiweiss hervorgehen kann. In der That finden wir bei allen Tieren, auch bei denjenigen, bei welchen der grösste Teil des Harnstickstoffes als Harnsäure erscheint, immer eine gewisse Menge Harnstoff im Harn.

Der bei weitem grösste Teil des ausgeschiedenen Harnstoffes entsteht aus dem Eiweiss durch Oxydationsprozesse.

Wenn man ein Säugetier mit Amidosäuren (Leucin, Glykokoll, Asparagin), Ammoniumsalzen, Kreatin u. dgl. füttert, so wird der in diesen Substanzen enthaltene Stickstoff als Harnstoff durch die Nieren abgegeben. Bei Vögeln entsteht in entsprechender Weise

Harnsäure. Durch welche Reaktion wird der Harnstoff aus diesen Substanzen gebildet? Da sowohl die erwähnten Amidosäuren als auch das Ammoniak im Moleküle nur je ein Atom Stickstoff enthalten, der Harnstoff dagegen zwei, kann letzterer nur auf synthetischem Wege entstehen, und zwar, da die Amidosäuren selbst einer völligen Zersetzung unterliegen, aus Ammoniak. Es handelt sich also darum, wie Harnstoff im Körper aus Ammoniak gebildet werden kann.

Da nun Ammoniumkarbonat oder solche Ammoniumsalze, die im Körper zum Ammoniumkarbonat verbrannt werden, im Körper sich in Harnstoff umsetzen, hat man vielfach das Ammoniumlaktat als ein Vorstadium des Harnstoffs aufgefasst. Dieses würde in Ammoniumkarbonat und endlich in Harnstoff verwandelt werden. Gegen diese Auffassung bemerkt aber Drechsel, dass überall, wo Kohlensäure und Ammoniak zusammentreffen, beide sich unter Entstehung von Karbaminsäure bezw. karbaminsaurem Ammon vereinigen. Demnach müssen diese Verbindungen als die Muttersubstanzen des Harnstoffs betrachtet werden, und es ist in der That Drechsel gelungen, Harnstoff darzustellen, indem er eine wässerige Lösung von karbaminsaurem Ammon der Elektrolyse unterwarf, während in den Stromkreis ein selbstthätiger Kommutator eingeschaltet war. Hierdurch würde also das Salz in schneller Aufeinanderfolge einer Oxydation durch nascierenden Sauerstoff und einer Reduktion durch nascierenden Wasserstoff ausgesetzt und dabei Harnstoff gebildet. Die hierbei stattfindenden Prozesse werden durch das folgende Schema veranschaulicht:

I. $NH_2 \cdot CO \cdot O \cdot NH_4 + O = NH_2 \cdot CO \cdot O \cdot NH_2 + H_2O$
Ammoniumkarbamat

II. $NH_2 \cdot CO \cdot O \cdot NH_2 + H_2 = NH_2 \cdot CO \cdot NH_2 + H_2O$
Harnstoff.

Eine wichtige Stütze dieser Auffassung liegt in dem Nachweis der Karbaminsäure im Blut und im Harn.

So weit über die etwaige Bildungsweise des Harnstoffs. Wir kommen nun zu der Frage, wo der Harnstoff gebildet wird.

Dass die Harnstoffbildung nicht ausschliesslich wenigstens in den Nieren stattfindet, folgt daraus, dass sich nach Nierenexstirpation Harnstoff bezw. Harnsäure im Körper ansammelt. Es könnte aber der Fall sein, dass das Eiweiss in allen Körperteilen bis zu den letzten Produkten zersetzt, oder dass die intermediären Produkte in einem bestimmten Körperteil in Harnstoff umgewandelt werden. Als Meissner in der Leber des Huhnes und Hundes grössere Mengen von Harnsäure bezw. Harnstoff als in dem Blut dieser Tiere fand, bezeichnete er die Leber als das Organ, in welchem die Hauptmasse des Harnstoffes beim Säugetier, der Harnsäure beim Vogel entstände.

Dass die Leber in der That Harnstoff aus kohlensaurem oder ameisensaurem Ammon bildet, wurde mittelst Durchblutung der isolierten Hundeleber von v. Schröder nachgewiesen, der ausserdem bei in derselben Weise an Nieren und Muskeln angestellten Versuchen nur negative Resultate erhielt. Gekräftigt wurde diese Auffassung durch Exstirpation der Leber an Gänsen, bei welchen diese Operation wegen der eigentümlichen Cirkulationsverhältnisse der Vögel eine verhältnismässig leichte ist. Die Tiere lebten bis zu 20 Stunden nachher; der während dieser Zeit ausgeschiedene Harn zeigte sehr erhebliche Differenzen in Vergleich zu dem normalen Harn. Die Harnsäure repräsentierte nun allein 3 bis 4 Proc. des Gesamtstickstoffes, wogegen eine sehr erhebliche Vermehrung des Ammoniaks hervortrat, und zwar erschien dieses als milchsaures Ammon (vgl. S. 354). Amidosäuren, die per os eingeführt bei den Vögeln normal in Harnsäure verwandelt werden, wurden bei den entleberten Gänsen als milchsaures Ammon ausgeschieden, Harn-

stoff wurde unverändert abgegeben (Minkowski). Bei den Vögeln entstehen also aus dem Eiweiss Ammoniumsalze, welche in der Leber in Harnsäure umgewandelt werden.

Es liegt natürlich nahe anzunehmen, dass bei den Säugetieren die Harnstoffbildung in einer analogen Weise stattfindet. Die hierauf gerichteten Untersuchungen haben zur Zeit folgendes ergeben.

Mit Hilfe der Durchströmungsmethode an überlebenden Organen hat man nachgewiesen, dass die Leber das Organ ist, wo kohlensaures Ammon zu Harnstoff verwandelt wird (v. Schröder u. a.). Dieses Ergebnis wird auch durch die Erfahrungen von Nencki und Pawlow bestätigt, nach welchen bei Tieren, welchen die Eck'sche Fistel zwischen der unteren Hohlvene und der Pfortader angelegt wurde (vgl. oben S. 256), die Ammoniakausscheidung im Harn vermehrt ist und das Vermögen, aus der in den Magen eingeführten Karbaminsäure Harnstoff zu bilden, verloren gegangen ist. Bei diesen Tieren beobachteten sie ausserdem nach längerer oder kürzerer Zeit charakteristische Krankheitssymptome (Somnolenz, Ataxie, Excitation, Verlust des Gesichtssinnes, Epilepsie, Anaesthesie, Tetanus), welche durch reichliche Zufuhr von stickstoffhaltiger Nahrung oder Ammoniaksalzen willkürlich hervorgerufen werden konnten.

Wenn wir es als entschieden ansehen können, dass nur die Leber es vermag, aus Ammoniumkarbonat, bezw. -karbamat, Harnstoff zu bilden, so ist die Frage zu beantworten, in welchem Umfange bei der Zersetzung des Eiweisses im Körper Ammoniak gebildet wird? Die Bestimmungen des Ammoniakgehaltes in verschiedenen Organen und Gefässprovinzen haben ergeben, dass das Pfortaderblut etwa 3—4 mal mehr Ammoniak als das arterielle und als das der Lebervene enthält; dass der Gehalt der Darm- und besonders der Magenschleimhaut an Ammoniak höher als in den anderen Organen ist, sowie dass beim Hunger der Ammoniakgehalt des Blutes und der Gewebe erheblich abnimmt. Das vom Verdauungskanal der Leber zuströmende Ammoniak rührt teilweise vom Ammoniakgehalt des Darminhalts, teilweise von den chemischen Umsetzungen in den Schleimhäuten, namentlich der Magenschleimhaut, während der Sekretion her.

Es findet also eine vielleicht nicht geringe Ammoniakbildung im Körper statt. Und dieses Ammoniak wird aller Wahrscheinlichkeit nach in der Leber in Harnstoff verwandelt. Jedoch scheint die Annahme, dass die ganze Menge des Harnstoffs (mit Ausnahme derjenigen Quantität, die durch direkte Abspaltung aus dem Eiweiss gebildet wird, vgl. oben S. 354) in dieser Weise entsteht, nicht berechtigt zu sein. Es zeigt sich nämlich, dass beim Hunde auch nach vollständiger Ausschaltung der Leber aus dem Kreislauf grosse Mengen von Harnstoff ausgeschieden werden. Beim Menschen hat man dementsprechend gefunden, dass bei Leberkrankheiten, wo die ganze Leber, nach den Sektionsergebnissen zu urteilen, völlig leistungsunfähig gewesen ist, mehr als 60 Proc. des Gesamtstickstoffs im Harn als Harnstoff abgegeben worden ist.

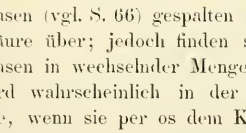
Wenn es nun richtig ist, dass bloss die Leber die Umwandlung von Ammoniak in Harnstoff ausführen kann, so folgt hieraus endlich, dass nur ein Teil des im zersetzten Eiweiss enthaltenen Stickstoffs in Ammoniak übergeht, während ein anderer Teil andere Stadien durchläuft, bis er als Harnstoff vom Körper abgegeben wird.

Im Harn kommt aber auch unter normalen Verhältnissen immer Ammoniak in einer gewissen Menge vor. Dieses Ammoniak ist notwendig, um zur Sättigung der im Harn ausgeschiedenen Säuren beizutragen, denn zu diesem Zwecke genügen die fixen Basen nicht allein.

Je nach dem augenblicklichen Bedürfnis wird ein grösserer oder geringerer Teil des Stickstoffes als Ammoniak ausgeschieden. Ist die Säurebildung im Körper gross, oder werden freie Säuren dem Körper zugeführt, so ist die Menge des Ammoniaks grösser, und dementsprechend nimmt die Menge des Harnstoffs ab. Bei vermehrter Zufuhr von fixen Alkalien wird dagegen die Ammoniakmenge herabgesetzt, und die Harnstoffmenge nimmt statt dessen zu. Je nach dem Bedürfnis wird also der Umfang der Harnstoffbildung aus Ammoniak geregelt, und eine grössere oder geringere Menge von Ammoniak kommt als solches zur Verwendung. Dass diese regulatorische Funktion der Leber übertragen ist, scheint aus dem schon Bemerkten hervorzugehen.

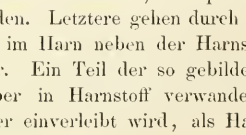
Betreffs der Harnsäure haben wir schon gesehen, dass sie bei den Vögeln u. s. w. zum grossen Teil in der Leber gebildet wird. Die Harnsäure, die von den Säugetieren ausgeschieden wird, scheint hauptsächlich aus den Nukleinen des Zellkernes zu stammen, und auch bei den Vögeln dürfte ein Teil der Harnsäure desselben Ursprunges sein (Horbaczewski). Bei der Zersetzung im Körper würden nämlich die Kernnukleine in Eiweiss, Phosphorsäure und Nukleinbasen (vgl. S. 66) gespalten werden. Letztere gehen durch Oxydation in Harnsäure über; jedoch finden sich im Harn neben der Harnsäure auch Nukleinbasen in wechselnder Menge vor. Ein Teil der so gebildeten Harnsäure wird wahrscheinlich in der Leber in Harnstoff verwandelt, da ja Harnsäure, wenn sie per os dem Körper einverleibt wird, als Harnstoff im Harn erscheint.

Die Relation zwischen dem Xanthin und der Harnsäure geht aus den folgenden Formeln hervor:



Xanthin

(Diureid der Dioxyakrylsäure)

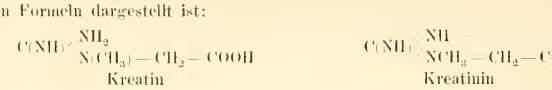


Harnsäure

(Diureid der Trioxyakrylsäure).

Durch Oxydation der Harnsäure entstehen Alloxan ($C_4H_2N_2O_4$), Parabansäure ($C_3H_2N_2O_3$), Allantoin ($C_4H_6N_4O_3$), Oxalursäure ($C_3H_4N_2O_4$) und endlich Oxalsäure ($C_2H_2O_4$), und Harnstoff. Die drei letztgenannten kommen, wenn auch nur in geringer Menge, im Körper vor und werden im Harn ausgeschieden.

Zu den N haltigen Zersetzungsprodukten der Eiweissstoffe gehören endlich auch das Kreatin und dessen Anhydrid, das Kreatinin, deren Zusammensetzung in den folgenden Formeln dargestellt ist:



Kreatin (Methylglykocyamin)

Kreatinin (Methylglykocyamidin)

Wenn Kreatin per os gegeben wird, so erscheint es im Harn als Kreatinin; das im Körper, besonders in den Muskeln gebildete Kreatin wird, wie man annimmt, in der Leber zum grössten Teil in Harnstoff verwandelt. Näheres über die Bedeutung des Kreatins lässt sich zur Zeit nicht mit Bestimmtheit sagen.

Der im Eiweiss enthaltene Schwefel wird zum grössten Teil als Schwefelsäure und Ätherschwefelsäure („saurer Schwefel"), zum Teil aber auch als „neutraler Schwefel" in Form von Rhodanwasserstoff (aus dem Speichel stammend) und organischen Verbindungen in den Harn ausgeschieden. Ein Teil des Schwefels wird ausserdem in der Galle als Taurocholsäure abgegeben (vgl. S. 251). Die Umwandlungen des aus dem Eiweiss stammenden Schwefels können wir hier nicht näher erörtern.

§ 2. Der Abbau der Kohlehydrate.

Die aus dem Darme resorbierten Kohlehydrate gelangen zum grössten Teil als Traubenzucker ins Blut. Wenn der Gehalt des Blutes an Zucker, wegen einer reichlichen Zuckermenge in der genossenen Kost, eine gewisse niedrige Grenze (etwa 0.2 bis 0.3 Proc.) übersteigt, wird ein Teil des Zuckers durch die Nieren in den (sonst nur Spuren von Zucker enthaltenden) Harn ausgeschieden (alimentäre Glykosurie). Hierbei ist der im Harn erscheinende Zucker immer gleicher Art wie der im Überschuss genossene. Die Stärke ruft keine alimentäre Glykosurie hervor, was wahrscheinlich von ihrer verhältnismässig langsamen Verdauung bedingt ist, denn hierdurch wird die plötzliche Überschwemmung des Blutes mit Zucker vermieden.

Eine grössere Zuckerabgabe im Harn wird unter normalen Verhältnissen dadurch verhindert, dass die aus dem Darme resorbierten Kohlehydrate, die wie schon erwähnt, in den Pfortaderzweigen nach der Leber geführt, daselbst durch Polymerisierung in Glykogen umgewandelt und als solche magasiniert werden. Nach den jetzigen Erfahrungen können die folgenden Kohlehydrate als Quellen der Glykogenbildung dienen: Dextrose, Laevulose, Milchzucker, Rohrzucker, Maltose, die letzteren nach vorhergehender Invertierung. Dabei ist es sehr bemerkenswert, dass auch das durch die Laevulose entstehende Glykogen rechtsdrehend ist. Die Laevulose wird also entweder zuerst in Dextrose verwandelt, oder sie geht direkt in rechtsdrehendes Glykogen über; in jedem Falle wird die Ketongruppe der Laevu-

lose in eine Aldehydgruppe umgewandelt. In der Leber ist das Glykogen in grossen Schollen in den Zellen abgelagert (vgl. Fig. 120).

Nicht allein in der Leber, sondern auch in den Muskeln und vielen anderen Organen kommt das Glykogen zum Ansatz. Es wird dort ohne Beihilfe der Leber gebildet, wie daraus hervorgeht, dass das Muskelglykogen nach Zuckereinspritzung an entleberten Fröschen zunimmt. Auch wird es im Embryonalleben vor der Anlage der Leber in den Muskeln beobachtet. Übrigens scheint das Muskelglykogen mit dem Leberglykogen nicht ganz indentisch zu sein. In den Muskeln ist das Glykogen zwischen den Fibrillen abgelagert.

Figur 120. Präparate aus der Leber des Menschen, nach Frerichs. A, Schnitt durch die normale Leber, viel Glykogen enthaltend. B, Schnitt durch die Leber eines Diabetikers, fast frei von Glykogen. Beide Präparate sind mit Jodgummi hergestellt.

Der Gehalt der Leber an Glykogen kann nach kohlehydratreicher Fütterung bei Hunden auf 17 Proc., bei Kaninchen sogar auf 27 Proc. ansteigen. In den Muskeln der Katze hat man bis zu 1 Proc. Glykogen beobachtet.

Beim Menschen kann der Glykogengehalt der Leber auf 10 Proc. ansteigen, was bei einem Lebergewicht von 1500 g 150 g Glykogen entspricht. Die Glykogenmenge der Muskeln wird auf ebensoviel geschätzt, die Gesamtmenge des Glykogens im menschlichen Körper beträgt unter günstigen Umständen also etwa 300 g.

Dies stellt etwa die Menge von Kohlehydraten dar, welche im Körper als Glykogen magasiniert werden kann.

Wenn die Kohlehydratzufuhr trotzdem den Bedarf des Körpers übersteigt, so wird der Überschuss als Fett angesetzt; die Fähigkeit des Körpers, Fett anzusetzen, kann aber als eine fast unbeschränkte aufgefasst werden.

Das Glykogen stellt eine Reserve dar, welche bei Nahrungsmangel in erster Linie angegriffen und verbraucht wird. Beim Hunger verschwindet das Glykogen zuerst aus der Leber und später aus den Muskeln. Bei

hungernden Kaninchen ist fast der gesamte Glykogenvorrat schon innerhalb 7—8 Tagen und, wenn die Tiere Arbeit leisten, sogar früher verbrannt.

Es ist ganz sicher, dass die Hauptmenge des in der Leber abgelagerten Glykogens nicht daselbst verbrannt wird, sondern in irgend einer Weise in den allgemeinen Saftstrom hineinkommt und dann in den Organen des Körpers, vor allem in den Muskeln, oxydiert wird. Es ist möglich, dass dieser Transport teilweise unter Beihilfe von Leukocyten stattfindet. Zu einem anderen und aller Wahrscheinlichkeit nach viel bedeutenderen Teil geschieht dieser Transport dadurch, dass das Glykogen in Dextrose umgewandelt und also im Blutplasma gelöst wird.

Die physiologische Zuckerbildung in der Leber, die von Cl. Bernard (1853) entdeckt wurde, ist seitdem vielfach verneint worden, indem man angenommen hat, dass die thatsächlich sehr leicht nachzuweisende Zunahme des Zuckers in einer vom Körper ausgeschnittenen Leber von postmortalen Vorgängen bedingt sei. Dass diese Deutung jedoch nicht das Richtige getroffen hat, geht, wie es scheint, aus mehreren hierher gehörigen Untersuchungen unzweideutig hervor, und die Zuckerbildung in der Leber muss daher als ein physiologischer Prozess aufgefasst werden.

Dafür sprechen unter anderem folgende Umstände. Bei entleberten Gänsen findet sich nach einigen Stunden im Blute kein Zucker mehr. — Wenn man mit einer stumpfen Nadel einen medialen Stich am Boden der vierten Hirnkammer etwa in der Mitte zwischen dem Acusticus- und Vagusursprung macht, wird der Harn des Versuchstieres sogleich zuckerhaltig (Zuckerstich von Claude Bernard), und das Leberglykogen verschwindet rasch. Wenn der Stich aber an einem hungernden Tiere, dessen Leberglykogen schon verbraucht ist, ausgeführt wird, erscheint kein Zucker im Harn.

In welcher Weise die Wirkung des Zuckerstiches eigentlich aufzufassen ist, darüber sind die Akten noch nicht geschlossen. Die Thatsache, dass die Leber nach einigen Stunden die Fähigkeit wieder erlangt, Kohlehydrate als Glykogen aufzuspeichern, scheint dafür zu sprechen, dass der Stich von einer Reizung und nicht von Zerstörung der betreffenden Stelle des Kopfmarkes bedingt sei. Die hierbei wirkenden Nervenfasern sollen im Splanchnicus und zum Teil auch im Vagus verlaufen. Der Vagus soll dazu noch Nerven führen, welche die Zuckerbildung in der Leber hemmen. Näheres hierüber lässt sich zur Zeit kaum mit irgend welcher Bestimmtheit aussagen. Dass die Zuckerbildung in der Leber und die Zuckerausscheidung durch die Nieren in einer sehr engen Abhängigkeit von dem centralen Nervensystem stehen, geht ausserdem daraus hervor, dass eine vorübergehende Glykosurie infolge der verschiedensten traumatischen und operativen Eingriffe (Zerstörung sympathischer Ganglien, Gehirnerschütterung, Blutungen im Gehirn, Entzündung der Hirnhäute, Ischias und andere Neuralgien u. s. w.) zum Vorschein kommen kann.

Wenn die Zuckerausscheidung in den Harn nicht vorübergehend ist, so stellt sie ein unzweifelhaft krankhaftes Symptom dar, welches für die Zuckerharnruhr (Diabetes mellitus) pathognomonisch ist. Es kann natürlich nicht die Rede davon sein, diese Krankheit hier näher zu erörtern. Da sie aber eine tiefeingreifende Störung des Kohlehydratstoffwechsels darstellt, ist sie für die Auffassung desselben von keiner geringen Bedeutung (vgl. oben S. 347).

Man unterscheidet eine leichte und eine schwere Form der Krankheit.[1]) Bei jener wird Zucker nur in dem Falle durch die Nieren abgegeben, wenn die Kost Kohlehydrate enthält, und wenn Kohlehydrate vermieden werden, hört die Zuckerausscheidung auf. Hier wird also der aus dem Eiweiss entstandene Zucker oxydiert.

Bei der schweren Form des Diabetes erscheint Zucker im Harn auch, wenn die Kost gar keine Kohlehydrate enthält. Der Körper oxydiert überhaupt keinen oder sehr wenig Zucker, obgleich sein Oxydationsvermögen sonst gar nicht herabgesetzt ist.

Die Zuckerkrankheit ist also zunächst davon bedingt, dass der Körper es nicht vermag, Kohlehydrate als Glykogen oder Fett aufzuspeichern oder zu oxydieren, d. h. diejenige Spaltung der Dextrose auszuführen, durch welche ihre vollständige Verbrennung eingeleitet wird.

Die Umwandlung des Glykogens in Zucker geschieht mit grosser Wahrscheinlichkeit unter der Mitwirkung eines in der Leber und auch im Blut vorkommenden Enzyms. Ein grosser Teil wenigstens von den im Körper zersetzten Kohlehydraten wird zuerst in Dextrose verwandelt, bevor eine weitere Zersetzung stattfindet.

Ebensowenig wie die übrigen Nahrungsstoffe wird die Dextrose glatt in ihre Endprodukte, Kohlensäure und Wasser, oxydiert, sondern die den Zucker zusammensetzenden Elemente vereinigen sich zu mehrfachen, grösseren oder kleineren Gruppen, bevor sie als Kohlensäure und Wasser ausgeschieden werden. Zu diesen intermediären Produkten gehören die Glukuronsäure (vgl. S. 364) und die Milchsäure sowie nach Harley der Äthylalkohol. Es lässt sich aber nach den vorliegenden Untersuchungen noch nicht entscheiden, ob der Zucker in allen Organen auf gleiche Weise zerfällt, oder ob er an dem einen Ort in Milchsäure, an dem andern in Kohlensäure und Alkohol gespalten wird.

§ 3. Der Abbau der Fette.

Das Fett, welches im Überschuss genossen wird, lagert sich, wie schon bemerkt, als solches in den Fettzellen direkt ab. Wie der Transport an Ort und Stelle und der Ansatz daselbst erfolgt, ist noch nicht völlig aufgeklärt. Bei seinen Untersuchungen über diese Frage konnte Metzner nirgends einen Anhalt dafür finden, dass das Fett aus der Umgebung der Zelle in dieselbe korpuskulär eintrete, denn niemals fanden sich in der Umgebung der Zellen ähnliche Elemente, wie in dieser selbst. Und in den Zellen ist das Fett in den Anfangsstadien der Ablagerung nicht in Form von Kügelchen, sondern von Ringelchen abgelagert, welche sich von Tag zu Tag verbreitern und vergrössern (vgl. S. 286). Diese Thatsachen werden von Metzner und Altmann in der Weise gedeutet, dass das Fett nur in gelöster Spaltungsform (als Fettsäuren) den Zellen zugeführt und von denselben in Neutralfett wieder synthetisiert wird.

Bezüglich des Abbaues des Fettes im Körper sind unsere Kenntnisse noch sehr dürftig. v. Noorden stellt die Hypothese auf, dass unter Umständen Fett in Kohlehydrate (Glykogen) verwandelt werden könnte, und gründet diese Ansicht auf die folgende Überlegung. Wenn wir bei Menschen und Tieren, welche trotz geringer Kohle-

[1]) Vgl. C. von Noorden, Die Zuckerkrankheit und ihre Behandlung. Berlin 1895.

hydratzufuhr oder trotz einer im ganzen kärglichen Kost stark arbeiten, den Stoffwechsel berechnen, so kommen wir immer auf dasselbe Resultat zurück: es muss in ihren Muskeln eine gewisse Menge N-freie Substanz verbrennen, welche weder von aufgespeichertem Reserveglykogen, noch aus den zerfallenden Eiweisskörpern herstammen kann, weil diese beiden Quellen den Kraftumsatz im Muskel nicht decken. Diese Substanz, welche das Deficit beseitigt, kann nur Fett sein. Nun wissen wir nichts davon, dass der Muskel selbst imstande wäre, das Fettmolekül anzugreifen; andererseits wissen wir, dass bei starker Muskelarbeit viel Fett im Körper verbrennt, welches teils aus der Nahrung, teils aus dem Fettgewebe des Körpers stammt. Wir müssen daher schliessen, dass das Fett, ehe es an den Muskel herantritt, in eine für dessen Zwecke geeignete Form umgewandelt wird. Dass diese Form Zucker ist, beweist, nach v. Noorden, die Konstanz des Blutzuckers.

Um Aufschlüsse über den oxydativen Abbau der Fettkörper im tierischen Organismus zu gewinnen, hat Pohl untersucht, wie sich die nach der Theorie zu erwartenden intermediären Zersetzungsprodukte verhalten, wenn sie dem Tierkörper einverleibt werden. Entwirft man nämlich theoretisch diejenigen Körperreihen, die sich bei Oxydation von hoch zusammengesetzten Fettkörpern, z. B. Fettsäuren und Kohlehydraten bilden können, so sieht man, dass der endgültigen CO_2-Bildung bei den verschiedenartigsten Körpern gleiche, relativ einfach zusammengesetzte Zwischenprodukte vorausgehen. Lässt es sich nun durch den Tierversuch nachweisen, dass einzelne von den zu erwartenden Vorstufen der Kohlensäure, direkt im Tierkörper eingeführt, zerstörbar, andere aber nicht zerstörbar sind, so ist eine Vorstellung darüber möglich, ob sich auch bei der physiologischen Oxydation zusammengesetzter Fettkörper die betreffenden Zwischenprodukte bilden oder nicht. Die Untersuchung Pohl's hat nun ergeben, dass die Oxalsäure im Tierkörper unzerstörbar ist; dass die bei der Oxydation der Äthanderivate mutmasslich vorkommenden Säuren, Glykolsäure $CH_2 \cdot OH \cdot COOH$, Glyoxylsäure $CH(HO)_2 \cdot COOH$ in relativ grossen Mengen im Körper zerstörbar sind, ohne wie bei der Oxydation extra corpus Oxalsäure zu bilden. Die am höchsten oxydierte Säure dieser Reihe, die im Körper verbrennbar ist, die Glyoxylsäure, ist als nächste Vorstufe der Kohlensäure zu betrachten. Glykol $CH_2OH \cdot CH_2OH$ ist für den Körper nur teilweise ohne Oxalsäurebildung verbrennbar. Malonsäure $CH_2(COOH)_2$, Tartronsäure $CH \cdot OH(COOH)_2$, Mesoxalsäure $(HO)_2 \cdot C \cdot (COOH)_2$, Glycerinsäure $CH_2 \cdot (OH) \cdot CH(OH) \cdot COOH$ sind verbrennbar, und somit ist ihre intermediäre Bildung bei der tierischen Verbrennung möglich. Dagegen vermag der Körper Weinsäure $C_4H_6O_6$ nur in geringem Umfang zu verbrennen.

DREIZEHNTES KAPITEL.

Die Ausscheidungen des Körpers.

Mehrere Organe, die Haut, der Darm, die Lungen und die Nieren, haben neben ihren anderen Aufgaben auch diejenige, verschiedene Substanzen, welche dem Körper unnützlich oder sogar schädlich sind, aus ihm zu entfernen. Zu diesen Substanzen gehören in erster Linie die Produkte, welche bei der Zersetzung der Nahrungsstoffe gebildet werden. Auch Substanzen, welche in der einen oder anderen Weise in die Körperflüssigkeit hineinkommen und im Körper eine schädliche Wirkung entfalten können, werden entweder unverändert oder nach mehr oder weniger durchgreifenden Umwandlungen durch die Thätigkeit dieser Organe vom Körper abgegeben. Diese Umwandlungen bezwecken, in zahlreichen Fällen wenigstens, schädliche Substanzen, welche nicht augenblicklich eliminiert werden können, in verhältnismässig unschuldige überzuführen. Ein Beispiel davon haben wir in der Harnstoffbildung aus Ammoniumsalzen schon kennen gelernt (vgl. S. 356). Hierher gehören ferner folgende Erscheinungen.

Bei der Fäulnis im Darm entstehen aus dem Eiweiss unter anderen Produkten die zur aromatischen Reihe gehörigen Indol, Skatol, Parakresol, Phenol, Phenylpropionsäure, Phenylessigsäure, Paraoxyphenylessigsäure, Paraoxyphenylpropionsäure u. s. w., welche zum Teil in die Körperflüssigkeiten übergehen. Von diesen gehen die beiden letzten (die sogen. aromatischen Oxysäuren), die aus dem Tyrosin durch Abspaltung von Ammoniak entstehende Paraoxyphenylpropionsäure ($C_6H_4(OH) \cdot C_2H_4 \cdot COOH$) und das Oxydationsprodukt dieser Säure, die Paraoxyphenylessigsäure ($C_6H_4(OH) \cdot CH_2 \cdot COOH$) zum allergrössten Teil unverändert in den Harn über. Die übrigen Substanzen verbrennen zwar nicht im Körper, erleiden aber, bevor sie in den Harn austreten, eine synthetische Umwandlung, durch welche sie unschädlich gemacht werden.

Das älteste Beispiel in dieser Richtung ist der von Wöhler (1824) gebrachte Nachweis, dass dem Tierkörper einverleibte Benzoësäure in demselben in eine kohlenstoffreichere, stickstoffhaltige Säure übergeht, die Hippursäure, die durch die Nieren ausgeschieden wird. Die Hippursäure, $C_6H_5 \cdot CO \cdot NH \cdot CH_2 \cdot COOH$, ist ein Paarling der Benzoësäure mit dem bei der Zersetzung des Leimes entstehenden Glykokoll (Amidoessigsäure, $NH_2 \cdot CH_2 \cdot COOH$). Die Benzoësäure ist ihrerseits ein im Körper entstandenes Oxydationsprodukt der bei der Darmfäulnis gebildeten Phenylpropionsäure ($C_6H_5 \cdot CH_2 \cdot CH_2 \cdot COOH$).

Die Synthese der Hippursäure findet beim Hunde ausschliesslich in den Nieren (Schmiedeberg und Bunge), beim Kaninchen aber auch in anderen Organen, in der Leber und in den Muskeln statt. Werden Säugetieren an Stelle von Benzoësäure Salicylsäure, Oxybenzoësäure, Paraoxybenzoësäure u. s. w. eingegeben, so werden diese Säuren analog der Umwandlung der Benzoësäure in Hippursäure verändert, indem sie wie diese sich zum grösseren oder kleineren Teile mit Glykokoll vereinigen. Man hat die so entstehenden Säuren als Salicylursäure, Oxybenzursäure, Paraoxybenzursäure u. s. w. bezeichnet.

Die folgenden Synthesen scheinen in verschiedenen Organen des Körpers stattzufinden. Das Indol ($C_6H_4 \begin{cases} CH = CH \\ NH \end{cases}$) geht nach der Resorption in Indoxyl ($C_6H_4 \begin{cases} C \cdot OH = CH \\ NH \end{cases}$) über, und dieser Körper paart sich dann mit Schwefelsäure zu Indoxylschwefelsäure (Harnindikan) ($C_6H_4 \begin{cases} C(OSO_3H) = CH \\ NH \end{cases}$).

In ganz entsprechender Weise entstehen aus Skatol ($C_6H_4 \begin{cases} C \cdot CH_3 = CH \\ NH \end{cases}$):

Skatoxyl ($C_6H_4 \begin{cases} C \cdot CH_2 \cdot OH = CH \\ NH \end{cases}$) und

Skatoxylschwefelsäure $C_9H_9NSO_4$;

aus dem Phenol ($C_6H_5 \cdot OH$): Phenolschwefelsäure ($C_6H_5 \cdot O \cdot SO_3H$);

aus dem Parakresol ($C_6H_4 \begin{cases} OH \\ CH_3 \end{cases}$): Parakresolschwefelsäure ($C_6H_4 \begin{cases} O \cdot SO_3H \\ CH_3 \end{cases}$)

u. s. w.

Wenn die zur Bindung der Phenole verfügbare Schwefelsäure nicht ausreicht, werden die betreffenden Substanzen mit der Glukuronsäure ($CHO \cdot (CH \cdot OH)_4 \cdot COOH$) gepaart. Sie ist ein Derivat der Dextrose und stellt ein intermediäres Stoffwechselprodukt dar, das nur dann nicht weiter zersetzt wird, wenn sie durch Paarung mit anderen Stoffen vor der Verbrennung im Tierkörper geschützt wird.

Die im Darm und in den Lungen stattfindenden Ausscheidungen haben wir schon studiert. Es erübrigt also nur, die Ausscheidungen durch die Nieren und die Haut zu erörtern.

Erster Abschnitt.

Der Harn und die Harnausscheidung.

§ 1. Der Harn.

Der Harn wird durch die Thätigkeit der Nieren gebildet. Er enthält die Hauptmenge der stickstoff- und schwefelhaltigen Produkte des Stoffwechsels, sowie eine grosse Anzahl anderer vom Körper abzugebender Substanzen.

a. Die allgemeinen Eigenschaften des Harns.

Der Harn ist eine wässerige Flüssigkeit von 1.017—1.040 spez. Gew. Seine Reaktion ist beim Menschen in der Regel sauer, unter normalen Verhältnissen nur ausnahmsweise neutral oder alkalisch. Die Ursache der

sauren Reaktion liegt darin, dass die vorhandenen Basen (fixe und Ammoniak zusammen) nicht genügen, um die Säuren vollständig zu sättigen, und infolgedessen entstehen sauer reagierende Salze (Monophosphate). Auch beim Fleischfresser ist die Reaktion des Harns eine saure, beim Pflanzenfresser ist sie dagegen alkalisch, was davon bedingt ist, dass die vegetabilischen Nahrungsstoffe reichlich pflanzensaure Kalisalze enthalten, welche nach der Resorption im Körper schnell zu Kaliumkarbonat oxydiert werden. Der Grad der sauren Reaktion ist, wie selbstverständlich, von mehreren Umständen abhängig; er nimmt also z. B. bei der Verdauung infolge der Abgabe der sauren Magensaftes, sowie nach Zufuhr von Natriumkarbonat in den Magen ab.

Der frisch gelassene Harn ist in der Regel ganz klar; beim Stehen trübt er sich zuweilen wegen Ausscheidung von harnsauren Salzen. Auch erscheint in ihm eine schwache flockige Trübung (*Nubecula*). Diese enthält nach K. A. H. Mörner eine besondere Mucinsubstanz (Harnmukoïd), die wahrscheinlich von der Schleimhaut der Harnwege gebildet und in der Form einer Gallerte dem Harn zugemischt wird.

Figur 121. Harnstoff, aus menschlichem Harn dargestellt, aus wässeriger Lösung durch langsame Verdunstung ausgeschieden. Nach Funke.

Die Farbe des Harns ist in einem gewissen Grade von seiner Koncentration abhängig und ändert sich bei steigender Koncentration von blass strohgelb zu dunkel rotgelb und rotbraun.

Der Geschmack des Harns ist salzig, sein Geruch eigentümlich aromatisch.

Die Menge des Harns ist von vielen Umständen abhängig und variiert daher nicht unerheblich. Im Mittel kann sie bei einem erwachsenen Manne auf etwa 1500 ccm pro Tag geschätzt werden.

b. Die Zusammensetzung des Harnes.

1. Der Harnstoff, Karbamid, $CO\begin{cases}NH_2\\NH_2\end{cases}$, stellt den wichtigsten und in grösster Menge vorkommenden Bestandteil des Harns dar. Der täglich im Harn abgegebene Harnstoff ist, wie wir schon gesehen haben (vgl. S. 89), vor allem von der Grösse der Eiweisszufuhr in der Kost abhängig. Bei Voit's Normalkostsatz für einen mittleren Arbeiter beträgt die Harnstoffmenge etwa 30 g pro Tag. Der Procentgehalt des Harns an Harnstoff ist im allgemeinen etwa 2—3.

Von der Gesamtmenge des im Harn abgegebenen Stickstoffes beträgt der als Harnstoff erscheinende etwa 90 Proc.

Der Harnstoff wurde zuerst von Rouelle aus dem Harn dargestellt (1773). Im Jahre 1828 gelang es Wöhler, durch Erwärmung einer Lösung von Ammoniumisocyanat den Harnstoff synthetisch darzustellen:

$$CO{=}N\cdot NH_4 = CO\begin{matrix}NH_2\\NH_2\end{matrix}$$

Ammoniumisocyanat Harnstoff.

Diese Synthese war die erste künstliche Darstellung einer im Tierkörper vorkommenden Substanz und leitete also die ganze organische Synthese ein. Berzelius schlug daher vor, das Radikal des Harnstoffes Proïn (Morgenröte) zu nennen.

Der Harnstoff krystallisiert in langen, bei 132° C. schmelzenden, rhombischen, in Wasser leicht löslichen Prismen oder Nadeln (Fig. 121) und verbindet sich mit Säuren zu krystallisierenden Verbindungen. Schon bei 100° wird er aber zum Teil zersetzt. Durch Baryt oder Ätzkalilauge wird er in Kohlensäure und Ammoniak zersetzt. Dieselbe Zersetzung erleidet er bei einer durch Mikroorganismen hervorgerufene alkalische Gärung. Durch Natriumhypobromit wird der Harnstoff in Stickstoff, Kohlensäure und Wasser zerlegt:

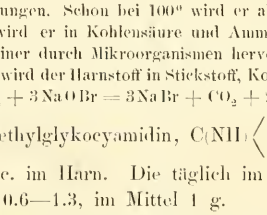
$$CON_2H_4 + 3\,NaOBr = 3\,NaBr + CO_2 + 2\,H_2O + N_2.$$

2. Kreatinin, Methylglykocyamidin, $C(NH)\begin{matrix}NH\\NCH_3{-}CH_2{-}CO\end{matrix}$, findet sich zu etwa 0.25 Proc. im Harn. Die täglich im Harn abgegebene Menge von Kreatinin beträgt 0.6—1.3, im Mittel 1 g.

Das Kreatinin krystallisiert in rhombischen Prismen und ist in Wasser ziemlich leicht löslich (1 : 11.5 in kaltem Wasser). Es wirkt reducierend und ist eine starke Base, welche Ammoniak aus Ammoniaksalzen ausscheidet und mit Säuren gut krystallisierende Salze bildet. Auch mit einigen Salzen geht es Verbindungen ein; unter denen ist die Verbindung mit Zinkchlorid $[(C_4H_7N_3O)_2\cdot ZnCl_2)]$ besonders charakteristisch. Durch Einwirkung von Basen geht es unter Wasseraufnahme leicht wieder in Kreatin über.

3. Ammoniak, NH_3. Die tägliche Menge beträgt etwa 0.7—0.9 g = etwa 3—4 Proc. des Harnstickstoffes. Das Verhältnis des Ammoniak: Harnstoff ist etwa wie 1 : 40 (vgl. oben S. 357).

4. Die Harnsäure, Diureid der Trioxyakrylsäure



kommt im Harn des Menschen und der Säugetiere nur in geringen Mengen (etwa 0.7 [0.2—1.4] g pro Tag) vor. Die Relation Harnsäure: Harnstoff ist etwa wie 1 : 40—1 : 70; beim Neugeborenen kommt ein verhältnismässig grösserer Teil des Harnstickstoffes als Harnsäure vor, so dass die betreffende Relation hier 1 : 17, ja sogar 1 : 6.4 sein kann.

Die Harnsäure wurde von Scheele entdeckt (1776). In reinem Zustande stellt sie ein schneeweisses Pulver dar und krystallisiert in durchsichtigen, rhombischen Täfelchen oder Prismen. Wenn sie sich aus dem Harn abscheidet, so ist sie immer mit Farbstoff beladen und bildet daher mehr oder weniger braunrote Massen. Auch ist ihre Krystallform verändert und zeigt jetzt kurze, dicke, oft durchwachsene oder rosettenförmig angeordnete Wetzsteine oder sogen. Tonnen-, Kamm- und Hantelform (vgl. Fig. 122 und 123).

Die Harnsäure ist unlöslich in Alkohol und Äther, in kaltem Wasser sehr schwer, in Wasser von 40° C. etwas leichter löslich (1 : 2400). In einer 2proc. Harnstofflösung und besonders in neutralen Natriumphosphatlösungen (von 0.5 Proc. Na_2HPO_4) löst sie sich ziemlich leicht (in letzterer bei 38° C. etwa 1 : 220); dagegen ist die Löslichkeit der

Harnsäure in saurer Natriumphosphatlösung beträchtlich herabgesetzt. In einer Flüssigkeit von dem mittleren Gehalt des Harns an den erwähnten Substanzen löst sich die Harnsäure bei 36° C. zu etwa 1 : 1000.

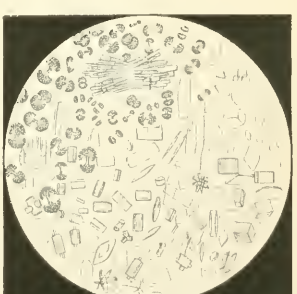
Die Harnsäure ist eine zweibasische Säure; von den Alkaliuraten sind die neutralen Kalium- und Lithiumsalze am leichtesten, das saure Ammoniumsalz am schwersten löslich; auch die Urate der alkalischen Erdmetalle sind sehr schwer löslich.

5. Die Harnsäure geht aus den Nukleinbasen hervor (vgl. S. 357) und wird ihrerseits zu Allantoïn oxydiert (vgl. S. 357). Auch im Harn kommen diese Substanzen vor. Im Mittel enthält er 0.08—0.13 g Nukleinbasen (= etwa $^1/_{10}$ der in ihm ausgeschiedenen Harnsäure).

6. Die Oxalsäure, $C_2H_2O_4$, deren Abstammung noch nicht genügend bekannt ist — nach einigen Autoren soll sie ein Oxydationsprodukt der Harnsäure sein, nach anderen den löslichen Oxalaten der Nahrung entstammen u. s. w. — kommt nur äusserst spärlich (etwa 0.02 g in 24 Stunden) im Harn vor.

7. Die Hippursäure, Benzoylglykokoll, $C_6H_5 \cdot CO \cdot NH \cdot CH_2 \cdot COOH$, findet sich in beträchtlicher Menge im Harn der Pflanzenfresser, in geringerer

Figur 122. Harnsäure in verschiedenen Formen, teils durch Lösen und Wiederausscheiden chemisch reiner Harnsäure, teils durch Behandlung von Harnsedimenten aus harnsauren Salzen mit Säuren dargestellt, teils durch freiwillige Sedimentbildung aus Harn ausgeschieden. Nach Funke.



Figur 123. Harnsäure in verschiedenen anderen Formen, besonders „wetzstein- und fassförmige" Krystalle, welche sich, meist mit Harnfarbstoff tingiert, teils in spontanen Sedimenten finden, teils auch durch Behandlung des gewöhnlichen harnsauren Natronsediments mit Säuren erhalten werden. Nach Funke.

Menge im Menschenharn. Ihre Menge im letzteren beträgt bei gewöhnlicher Kost etwa 0.7 g pro Tag; nach reichlichem Genuss von pflanzlichen Nahrungsmitteln kann sie aber mehr als 2 g betragen.

Die Hippursäure krystallisiert in rhombischen Säulen (Fig. 124), löst sich in 600 Teilen kalten Wassers, leicht in heissem Wasser und in Alkohol. Durch langes Kochen mit Natronlauge, rascher durch Mineralsäuren, wird sie in Glykokoll und Benzoësäure zerlegt.

8. Die Ätherschwefelsäuren und die aromatischen Oxysäuren sind schon oben (S. 363) erwähnt. Die Menge der ersteren im Harn des Menschen beträgt pro Tag nur etwa 0.094—0.620 g; die Oxysäuren betragen pro Tag etwa 0.03 g.

9. Die Farbstoffe, welchen der Harn seine gelbe Farbe verdankt, sind nicht näher untersucht worden. Zuweilen, und besonders bei Krankheiten, befinden sich im Harn auch andere Farbstoffe, unter welchen das Urobilin besonders zu erwähnen ist. Das Urobilin hat eine rote oder rotgelbe Farbe und ist nach der Ansicht vieler Autoren mit dem Hydrobilirubin ($C_{32}H_{40}N_4O_7$) und dem Sterkobilin (S. 278) identisch, und zwar soll es durch eine Reduktion des Bilirubin im Darme entstehen, was von anderen bestritten wird. Jedenfalls scheinen das Urobilin und andere mit ihm ähnliche Farbstoffe in einer nahen Verwandtschaft sowohl zu den Gallenfarbstoffen, als zu dem Blutfarbstoff zu stehen.

10. Auch unter völlig normalen Verhältnissen enthält der Harn reducierende Substanzen und Eiweisskörper, wenn auch in sehr geringen Mengen.

Die reducierenden Substanzen sind, ausser der Harnsäure und dem Kreatinin, Dextrose, Isomaltose (?), tierisches Gummi, sowie gepaarte Verbindungen mit der Glukuronsäure (vgl. S. 364). Die Reduktionsfähigkeit des normalen Harns entspricht etwa 0.15—0.60 proc. Dextrose.

Um Eiweiss im Harn nachzuweisen, benutzt man im allgemeinen die Heller'sche Probe: mittelst einer Pipette wird koncentrierte Salpetersäure sehr vorsichtig unter den in einem Probiergläschen enthaltenen filtrierten Harn herabgeführt, so dass sich die Grenze zwischen beiden scharf darstellt. Wenn Eiweiss vorhanden ist, so bildet sich an dieser Grenze eine weisse ringförmige Trübung. Ein Harn, der bei dieser Probe keine Reaktion giebt, wird im allgemeinen als eiweissfrei bezeichnet. Jedoch findet sich auch in einem solchen Harn wirkliches Eiweiss, hauptsächlich Serumalbumin.

Aus dem dialysierten Harn kann dieses durch Zusatz von Essigsäure (0.1—0.2 Proc.) ausgefällt werden (K. A. H. Mörner). Dieser Niederschlag ist von der Gegenwart eiweissfällender Substanzen abhängig, welche bei sauerer Reaktion mit dem Eiweiss eine schwerlösliche oder unlösliche Verbindung eingehen.

Unter den eiweissfällenden Substanzen in normalem Harn nimmt die Chondroïtinschwefelsäure (vgl. S. 67) den ersten Rang ein; eine viel geringere Bedeutung haben hier die Nukleïnsäuren (nur ein geringer Teil des Niederschlages besteht aus Nukleoproteïden) und die Taurocholsäure.

Die Eigenschaften der betreffenden Eiweissverbindung können etwas wechseln. Wenn in einem Harne die Eiweissmenge gesteigert wird, werden zuerst Reaktionen, die an Mucin erinnern, erhalten. Bei einem noch grösseren Gehalt an Eiweiss treten die Reaktionen des Eiweisses hervor und werden schliesslich ganz vorherrschend. Dadurch wird der Umstand erklärt, dass eine Albuminurie durch ein Auftreten von sogen. aufgelöstem Mucin eingeleitet wird, und dass die Ausscheidung des sogen. Mucins nach dem Aufhören der Albuminurie einige Tage lang fortdauert.

11. Die anorganischen Bestandteile des Harns betragen bei normaler Kost etwa 25 g pro Tag. Zum grössten Teil entstammen sie der aufgenommenen Nahrung und nehmen also beim Hunger ab. Die folgende Tabelle enthält eine Zusammenstellung dieser Bestandteile:

Chlornatrium (NaCl)	15.0 g
Schwefelsäure (H_2SO_4)	2.5 „
Phosphorsäure (P_2O_5)	2.5 „
Kali (Ka_2O)	3.3 „
Magnesia (MgO)	0.5 „
Kalk (CaO)	0.3 „
Übrige anorganische Stoffe	0.2 „

Ausserdem enthält der (saure) Harn 4—5 Proc. CO_2, welche zum grössten Teil physikalisch absorbiert ist, zum Teil aber auch in Form von sauren Karbonaten vorkommt.

12. Als zufällige Bestandteile, welche von Substanzen stammen, die aus der einen oder anderen Veranlassung dem Körper einverleibt worden sind, oder durch abnorme, im Körper stattfindende Prozesse entstehen, kann der Harn in Lösung oder aufgeschwemmt eine sehr grosse Anzahl der verschiedensten Körper enthalten. Ein näheres Studium dieser Substanzen und der Umstände, unter welchen sie erscheinen,

gehört in den Bereich der pathologischen Chemie. Hier werde ich nur die wichtigsten unter diesen aufzählen.

a. Blut, Blutfarbstoffe und deren Derivate: Blutkörperchen, Hämoglobin, Methämoglobin, Hämatin, Hämatoporphyrin, Melanine u. s. w.

b. Gallensäuren, Gallenfarbstoffe und Umwandlungen derselben.

c. Leucin, Tyrosin und die aus diesem wahrscheinlich durch abnorme Gärungsvorgänge im Darm entstehende Homogentisinsäure, Dioxyphenylessigsäure ($C_6H_3[OH]_2 \cdot CH_2 \cdot COOH$).

d. Eiweiss.

e. Zucker.

f. Acetessigsäure, β-Oxybuttersäure und Aceton (vgl. S. 354).

g. Verschiedene Arzneimittel u. dgl. entweder unverändert oder nach im Körper erfolgter Umwandlung.

§ 2. Die Harnausscheidung.

In keinem secernierenden Organ sind die Eigentümlichkeiten des Baues für die Auffassung der Funktion so bedeutungsvoll als bei der Niere. Es ist daher notwendig, den mikroskopischen Bau der Niere hier etwas näher zu besprechen.

Figur 124. Hippursäure, aus normalem menschlichen Harn dargestellt, aus Wasser umkrystallisiert. Nach Funke.

a. Der Bau der Niere.

Die grösseren Zweige der Nierenarterie (Fig. 125) laufen an den Aussenflächen der Pyramiden bis zur Basis derselben und bilden dort ein anastomosierendes Netzwerk, von welchem aus teils radiäre Zweige gegen die Nierenoberfläche gehen (AA. radiatae), teils Büschel von Gefässen entsendet werden, welche zwischen den Bündeln der Harnkanälchen in den Pyramiden verlaufen (AA. rectae verae).

Die AA. radiatae entsenden kleine Zweige, Vasa afferentia, welche sich nach einem kurzen Verlauf in die sogleich zu beschreibenden Malpighi'schen Gefässknäuel auflösen. Aus diesen geht je ein neues Gefäss, Vas efferens, hervor, und dieses löst sich seinerseits in ein neues Kapillarnetz auf, welches die Nierenkanälchen umspinnt. Diejenigen Vasa efferentia, welche den tieferen Schichten der Nierenrinde angehören, dringen in die Grenzschicht ein und verlaufen hier, ganz wie die schon erwähnten AA. rectae verae, zwischen den Harnkanälchen und lösen sich wie diese in Gefässbüschel auf (AA. rectae spuriae), aus welchen wiederum umspinnende Kapillaren hervorgehen.

Aus den Kapillaren der Nierenrinde sammelt sich das Blut zu Venenstämmen, welche neben den AA. radiatae in radiärer Richtung bis zur Grenzschicht verlaufen, wo sie an der Basalfläche der Pyramiden ein anastomosierendes Netz bilden. In dieses Netz münden auch die venösen Abflüsse aus der Marksubstanz, welche gleich den Arterien in den Zwischenräumen der Harnkanalbündel verlaufen und büschelförmig zu den Venae rectae zusammenfliessen.

Die zwischen das Vas afferens und das Vas efferens gestellten Malpighi'schen Gefässknäuel sind folgender Art gebaut. Das zuführende Arterienstämmchen zerfällt in mehrere Zweige, von denen ein jeder durch wiederholte Teilungen ein aus einer Anzahl kollateraler Gefässe zusammengesetztes Läppchen bildet. Diese Gefässe verlaufen isoliert

von einander, ohne zu anastomosieren, und vereinigen sich schliesslich zu einem einfachen Vas efferens, dessen Anfang in der Mitte des Knäuels liegt. Die Knäuelgefässe besitzen eine einfache Wandung und sind also Kapillaren gleichzustellen. In der Niere hat daher das Blut zwei Kapillarnetze zu passieren.

Die absondernden und ableitenden Elemente der Niere sind zahlreiche, vielfach gewundene Röhrchen, welche an dem Malpighi'schen Gefässknäuel beginnen und an der freien Oberfläche der Papillen endigen. Der Malpighi'sche Knäuel ist von der Bowman-Müller'schen Kapsel umgeben (Fig. 126: *I*). Diese ist eine aus dünnen Epithelialzellen zusammengesetzte Blase von 0.13—0.22 mm Durchmesser und besteht, ganz wie die serösen Säcke, aus zwei Blättern, einem visceralen, das den Knäuel überzieht, und einem parietalen, welches mit ersterem da zusammenhängt, wo die Gefässe des Knäuels eintreten. Dem Eintritt der Gefässe gegenüber setzt sich die Kapsel in das Harnkanälchen fort. Beim Übergang zu diesem findet sich zuerst ein kurzer, enger Hals; dann folgt ein 0.045 mm breites, vielfach gewundenes Kanalstück *(Tubulus contortus, II)*, welches die Grenzschicht erreicht und in dieselbe eintritt. Hier verschmälert sich das Kanälchen plötzlich sehr beträchtlich (die Breite ist nur 0.014 mm) und geht noch weiter in die Marksubstanz hinein, kehrt dann schleifenförmig wieder zur Rinde zurück (die Henle'sche Schleife, *III* und *IV*) und zeigt dabei früher oder später eine neue Erweiterung von 0.026 mm. Dann geht das Kanälchen in der Rinde in ein neues gewundenes Stück über (Schweigger-Seidel's Schaltstück, *V*) und senkt sich dann mittelst eines engen Verbindungsstückes in die Sammelröhre *(VI)* ein.

Bis zu diesem Punkte ist jedes Harnkanälchen von den übrigen ganz unabhängig und geht mit diesen keine Anastomosen ein. Die Sammelröhre nimmt dagegen während ihres Verlaufes durch die Nierenrinde zahlreiche Kanälchen auf, und in der Marksubstanz vereinigen sich wiederum mehrere Sammelröhren miteinander, so dass schliesslich die Zahl der an der Oberfläche der Papille mündenden Röhren nur etwa 15—20 ist, gegenüber den an Zahl etwa 4000—6000 betragenden Sammelröhren.

Das Epithel der Harnkanälchen und der Ableitungsröhren ist in den verschiedenen Abteilungen verschieden gebaut. In der Bowman-Müller'schen Kapsel hat es beim menschlichen Fötus eine kubische Gestalt; bei Neugeborenen sind die Zellen schon flacher, und später werden sie ganz dünn. Die gewundenen Kanälchen, der dickere Teil der Henle'schen Schleife, die Schweigger-Seidel'schen Schaltstücke und die Ableitungsstücke sind von ziemlich hohen Epithelzellen bekleidet, welche in den verschiedenen Abteilungen verschiedene Ungleichheiten darbieten. In dem schmalen Teil der Henle'schen Schleife besteht das Epithel aus platten, hellen, spindelförmigen Zellen.

b. Der Mechanismus der Harnausscheidung.

Jeder Versuch, den Absonderungsprozess der Niere theoretisch zu deuten, muss notwendig der bemerkenswerten Anordnung ihrer Blutgefässe und Harnkanälchen Rechnung tragen. In den Gefässknäueln wird das zuströmende Blut plötzlich in eine bedeutende Anzahl von kleinen Flüssigkeitsfädchen verteilt — was natürlich das Austreten von Blutbestandteilen in die Kapsel sehr begünstigen muss. Ferner hat das Vas efferens einen kleineren Durchmesser als das Vas afferens und löst sich binnen kurzem in ein neues wirkliches Kapillarnetz auf. Es muss also der Widerstand peripher vom Gefässknäuel ein verhältnismässig bedeutender sein, woraus folgt, dass das Blut unter einem verhältnismässig hohen Druck durch den Gefässknäuel strömen muss.

Wenn wir nun ferner in Betracht ziehen, dass die Harnkanälchen mit der den Gefässknäuel umgebenden Bowman-Müller'schen Kapsel beginnen,

so kann es, schon von anatomischem Gesichtspunkte aus, nicht gern in Abrede gestellt werden, dass der Gefässknäuel und die Kapsel bei der Harnabsonderung eine ausserordentlich bedeutende Rolle spielen müssen.

Eine Theorie der Nierenfunktion muss ferner auch die Aufgabe der vielfach gewundenen Harnkanälchen bis zu deren Eintritt in die Sammelröhren klarlegen. Dies ist mit der von Ludwig aufgestellten und durch vielfache Versuche gestützten Anschauung in der That der Fall.

Nach dieser Theorie wird durch Filtration aus dem Gefässknäuel in die Kapsel ein Filtrat ausgegossen, das einen sehr verdünnten Harn darstellt. Der Gehalt des Blutes an Harnstoff ist nämlich, wie wir bereits gesehen haben, so gering (etwa 0.05 Proc.), dass es gar nicht daran zu denken ist, dass schon durch Filtration ein wirklicher Harn in die Kapsel austreten könnte. Dieser verdünnte Harn wird während seiner Strömung durch die Harnkanälchen allmählich eingedichtet, und zwar geschieht dies dadurch, dass er mit der die Aussenfläche der Harnkanälchen umspülenden Gewebsflüssigkeit in Diffusionsaustausch tritt.

Wenn diese rein mechanische Erklärung richtig ist, so muss alles, was den Blutdruck in den Gefässknäueln erhöht oder herabsetzt, auch die Harnmenge in gleicher Richtung verändern, denn je grösser der Binnendruck ist, um so stärker wird auch, unter sonst gleichen Umständen, die Filtration sein müssen. Dies trifft nun auch in mehreren Fällen ein. Wenn der allgemeine Blutdruck durch Vagusreizung oder durch Blutentziehung oder durch Durchtrennung des Rückenmarks herabsinkt, so nimmt die Harnmenge ab. Dasselbe ist auch der Fall, wenn durch Eingriffe auf die Nierenarterie der Blutdruck in den Nierengefässen lokal herabgesetzt wird, z. B. bei Reizung der Gefässnerven der Niere oder bei mechanischer Kompression der Nierenarterie. Wenn dagegen der Blutdruck in den Nierengefässen infolge von lokalen oder allgemeinen Einwirkungen ansteigt, so nimmt auch die Harnmenge zu, wie z. B. bei Bindung mehrerer grosser Arterienzweige, bei Durchtrennung der Nierennerven, und besonders wenn nach dieser Operation durch Reizung des Splanchnicus oder des Rückenmarkes eine ausgiebige Gefässkontraktion, an welcher jedoch die Nierengefässe nicht teilnehmen, hervorgerufen wird.

Figur 125. Die Gefässverteilung in der Niere. Arterien rot; Venen blau. Nach Ludwig, schematisch.

Unter den zahlreichen Untersuchungen, welche in dieser Richtung von Ludwig und seinen Schülern ausgeführt worden sind, finden sich aber zwei Thatsachen, welche nach dieser Theorie schwer zu erklären sind. Erstens die Erscheinung, dass die Harnabsonderung eine längere Zeit hindurch ganz stockt, wenn die Blutzufuhr zu der Niere durch vollständige Kompression der Nierenarterie nur für eine sehr kurze Zeit unterbrochen worden war. Nach einer $1^1/_2$ Minuten langen Kompression der Nierenarterie fing z. B. die Harnabsonderung erst nach 45 Minuten wieder an.

Die andere Thatsache, welche der Theorie von Ludwig Schwierigkeiten macht, ist die, dass die Harnabsonderung auch durch Erschwerung des venösen Abflusses aus der Niere mehr oder weniger herabgesetzt wird. Die Niere ist ja von einer ziemlich straffen Kapsel umgeben und ihre Masse inkompressibel. Hier wie im Gehirn (vgl. S. 217) muss also jede venöse Stauung arterielle Anämie bewirken; und die Abnahme der Harnmenge bei venöser Stauung stimmt daher mit der Filtrationstheorie gut überein. Die Schwierigkeit liegt aber im folgenden: Wenn man einem Tiere, bei welchem die Harnabsonderung wegen einer venösen Stauung mehr oder weniger abgenommen hat, eine Lösung von z. B. Natronsalpeter ins Blut transfundiert, so quillt infolgedessen, auch wenn der allgemeine Blutdruck herabsinkt, der Harn jetzt in einem mächtigen Strom hervor (Paneth).

Die Wirkung des Natronsalpeters lehrt uns also, dass die Zusammensetzung des Blutes auf die Nierenabsonderung einen sehr bedeutenden Einfluss ausübt, und sie wird durch vielerlei andere Erfahrungen nur bestätigt. Es giebt eine sehr grosse Menge von Stoffen, welche, wenn sie ins Blut eingespritzt oder in den Magen aufgenommen werden, die Harnsekretion in einem sehr beträchtlichen Grade steigern. Zu diesen Stoffen gehört vor allem das Wasser. Bei absoluter Karenz nimmt die Harnmenge während der ersten Tage schnell ab. — Bei genügend langsam stattfindender intravenöser Wassertransfusion ist die Harnausscheidung, nachdem eine gewisse Wassermenge eingespritzt worden ist, der transfundierten Wassermenge ganz gleich. — Ebenso wird die Harnsekretion bei Zufuhr von Harnstoff, Kochsalz, Natronsalpeter, Koffeïn, Traubenzucker u. s. w. sehr gesteigert. — Dasselbe ist auch nach der Massage der Fall; dies kommt wohl davon her, dass harntreibende Mittel, welche bei der Muskelthätigkeit gebildet werden, durch die Massage in den allgemeinen Kreislauf hineinkommen.

Diese Wirkung der harntreibenden Mittel tritt auch in dem Falle hervor, wenn die Harnabsonderung wegen eines zu niedrigen Blutdruckes ganz aufgehört hat.

Diese Umstände, sowie die Thatsachen, dass bei der Harnabsonderung eine nicht unerhebliche Wärmebildung in der Niere stattfindet (die Temperatur des Harnes kann sogar 0.4° C. höher als die des Blutes sein, Gruns), und dass das allgemeine Drüsengift Atropin auch die Nierenabsonderung herabsetzt (Thompson), sprechen mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit dafür, dass die Nierenthätigkeit in der That einen wirklichen, demjenigen der Verdauungsdrüsen prinzipiell gleichartigen Absonderungsprozess darstellt. Die harntreibenden Stoffe wären dann spezifische Reizmittel für die Nierenzellen.

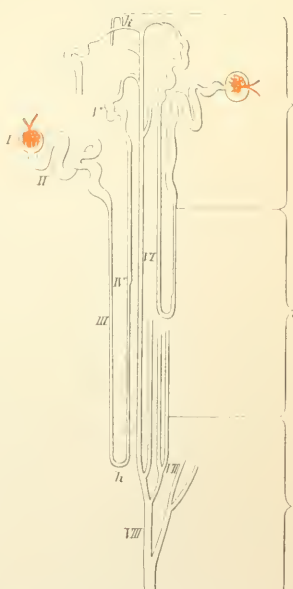
Man kann nicht leugnen, dass diese von Bowman zuerst ausgesprochene und von Heidenhain weiter ausgebildete Auffassung diejenigen Erscheinungen, welche der Theorie Ludwig's Schwierigkeiten bereiteten, verhältnismässig leicht zu deuten vermag. Damit die Niere ordentlich funktionieren kann, ist es notwendig, dass sowohl die betreffenden Reizmittel, als auch Nahrungsstoffe und Sauerstoff ihr in genügender Menge zugeführt werden. Wenn nun der venöse Abfluss wegen Verengerung der Nierenvene oder der V. cava inferior erschwert ist, so nimmt die Zufuhr dieser Substanzen zu der Niere ab und infolgedessen wird auch die secernierende Thätigkeit der Niere herabgesetzt — daher die Abnahme der Harnabsonderung unter diesen Verhältnissen. Auch die so merkwürdige That-

sache, dass auf einen kurz dauernden Verschluss der Nierenarterie eine so lange andauernde Aufhebung der Nierenthätigkeit folgt, verliert nach dieser Auffassung zum grössten Teil wenigstens ihre Sonderbarkeit. Es ist in der That schwierig, sich vorzustellen, dass die physikalischen Eigenschaften des Gefässknäuels durch diesen Eingriff in einem so hohen Grade verändert werden könnten, während es dagegen nicht ganz unannehmbar erscheint, dass die secernierenden Zellen der Niere gleichwie die des Pankreas für Kreislaufsstörungen äusserst empfindlich sind.

Dass auf der anderen Seite jede vermehrte Zufuhr von arteriellem Blute die Harnabsonderung befördert, braucht nicht notwendig von dem höheren Blutdruck in den Gefässknäueln an sich bedingt zu sein, sondern kann auch dadurch verursacht werden, dass die Blutzufuhr reichlicher ist und also den Nierenzellen eine grössere Menge der harntreibenden Substanzen in der Zeiteinheit zugeführt wird.

Da ferner der procentige Gehalt des Blutes an Harnstoff unter normalen Verhältnissen jedenfalls nicht grösser ist als der Gehalt an Zucker, so sollte man nach der Filtrationstheorie voraussetzen können, dass der Zucker in einer ziemlich grossen Menge im Harn erschiene, was jedoch bekanntlich nicht der Fall ist. Die Thatsache, dass sich die Niere in Bezug auf zwei krystalloide Körper so verschieden verhält, scheint ihrerseits für die Sekretionstheorie zu sprechen.

Wenn es richtig wäre, dass sogar die Transsudation aus dem Blute einen Sekretionsprozess darstellt, so wäre ja die Sache entschieden. Denn wenn die Kapillaren überhaupt unter normalen Verhältnissen keine Filtration gestatten, so wird es um so weniger mit den Gefässknäueln der Fall sein, da ja diese nicht nackt, sondern von dem visceralen Blatt der Bowman-Müller'schen Kapsel bekleidet sind.



Figur 126. Die absondernden und ableitenden Elemente der Niere; schematisch, nach Ludwig. *I*, Bowman-Müller'sche Kapsel; *II*, Tubulus contortus; *III*, *IV*, Henle'sche Schleife; *V*, Schweigger-Seidel's Schaltstück; *VI*, Sammelrohre. *r*, Rinde; *g*, Grenzschicht des Markes; *p*, Papille.

Heidenhain hat die jetzt erörterte Auffassung, dass die Harnausscheidung einen wirklichen Sekretionsprozess darstellt, im Detail durchzuführen versucht. Von den Zellen, welche die Gefässknäuel überdecken, würden Wasser und Salze, von den Zellen der gewundenen Kanälchen und des weiten Teils der Henle'schen Schleife die spezifischen Harnbestandteile, sowie unter Umständen eine gewisse Wassermenge secernirt werden.

Gleichgültig, welcher Theorie der Nierenfunktion wir auch huldigen, so können wir nicht anders als annehmen, dass in den Kapseln wenigstens das Wasser aus dem Blute heraustritt. Welche anderen Stoffe durch die Gefässknäuel abgegeben werden, darüber können wir zur Zeit nichts Bestimmtes aussagen; nur so viel lässt sich sagen, dass bei Injektion von Hämoglobinlösungen ins Blut der Farbstoff in den Kapseln abgegeben

wird, wie daraus hervorgeht, dass man in denselben das Hämoglobin ohne Schwierigkeit hat nachweisen können (Adami).

Ebenso schwierig ist es zu entscheiden, dass in der That das Epithel der Harnkanälchen die spezifischen Harnbestandteile absondert. Als Stütze dieser Annahme hat Heidenhain Versuche über die Absonderung des indigschwefelsauren Natrons ausgeführt und ist dabei zu dem Resultat gelangt, dass dieses Salz in der That durch das Epithel der Harnkanälchen abgegeben wird. Andere Autoren sind aber zu einem entgegengesetzten Ergebnis gekommen, und auch wenn die Angabe Heidenhain's in allen Einzelheiten sich bestätigen sollte, so würde sie doch höchstens nur einen Analogieschluss erlauben und keinen wirklichen Beweis darstellen.

Leider ist der Harnstoff so leicht löslich, dass man denselben in der Niere nicht mikroskopisch nachweisen kann. Ganz anders ist es mit der Harnsäure, welche bei den Vögeln und den beschuppten Amphibien das hauptsächlichste N-haltige Stoffwechselprodukt des Eiweisses ist. Wenn es gelingen sollte, die Harnsäure in den Epithelien der Harnkanälchen einwurfsfrei nachzuweisen, so läge darin ein sehr bedeutungsvoller Beweis für die secernierende Aufgabe der betreffenden Epithelien. Dies ist jedoch nicht der Fall. Bei den neuesten und besten hierher gehörigen Untersuchungen ist es nicht gelungen, Harnsäure in den Nierenzellen nachzuweisen, sogar nicht, wenn der Harnleiter gebunden und die Harnkanälchen von Uraten strotzend gefüllt waren. Auf der anderen Seite sind Urate niemals in den Nierenkapseln, nur in den Kanälchen nachgewiesen worden.

Dieses Ergebnis ist kein eindeutiges. Man kann sich allerdings denken, dass die Urate nur in den Harnkanälchen abgesondert werden, da sie in den Kapseln nie vorkommen; es wäre aber auch möglich, dass sie in den Kapseln abgesondert, durch das Wasser aber sogleich in die Kanälchen herausgeschwemmt würden.

Wir finden also keinen ganz entscheidenden Beweis für die Theorie von Heidenhain. Die Thatsachen, die wir hinsichtlich der Nierenfunktion vorläufig besitzen, scheinen allerdings dafür zu sprechen, dass die Nierenthätigkeit einen wirklichen Absonderungsprozess darstellt; es ist aber noch nicht gelungen, diese Anschauung unter Bezugnahme auf den anatomischen Bau der Niere in Einzelheiten einwandsfrei durchzuführen.

Senator und v. Sobieranski haben in letzterer Zeit die Ludwig'sche Theorie in verschiedener Weise umzubilden versucht. Nach beiden findet in den Gefässknäueln eine Filtration statt; nach beiden ist das Filtrat eiweisshaltig (vgl. S. 368).

Die spezifischen Harnbestandteile sollen nach Senator durch eine absondernde Thätigkeit der Epithelien der Harnkanälchen abgegeben werden, und seine Theorie stellt also gewissermassen einen Kompromiss zwischen der Ludwig'schen und der Heidenhain'schen Theorie dar. Gegen den ersten Teil dieser Theorie richten sich die schon oben gegen die Filtrationstheorie dargestellten Bedenklichkeiten.

v. Sobieranski versucht in folgender Weise die Theorie von Ludwig umzubilden. Die Gefässknäuel sind Filter, durch welche nicht allein Wasser, sondern alle im Blute präformierten Harnbestandteile sowie im Blute frei cirkulierenden Eiweissstoffe u. s. w. heraustreten. Die Harnkanälchen sind dagegen ein Eindickungsapparat, welcher die aus den Gefässknäueln filtrierte Flüssigkeit eindickt. Dieses geschieht aber nicht durch einen osmotischen Prozess, sondern durch eine wirkliche Zellenthätigkeit. Die harntreibenden Stoffe können die Nierenthätigkeit auf zweierlei Weise beeinflussen: entweder steigern sie die Thätigkeit im Gefässknäuel, oder schwächen sie die resorbierende Kraft der Epithelien der Harnkanälchen.

Die Beweisgründe für diese Behauptung sieht v. Sobieranski wesentlich in seiner Deutung des mikroskopischen Befundes bei der Niere nach Injektion von Farbstoffen. Diese finden sich in den Zellen der gewundenen Kanälchen, kommen aber nicht vom Blut dorthin, sondern stammen im Gegenteil von den Harnkanälchen und sind der Ausdruck der aus denselben stattfindenden Resorption.

Auch bei den Auseinandersetzungen v. Sobieranski's vermissen wir den Beweis dafür, dass der Austritt der Flüssigkeit durch den Gefässknäuel durch eine reine Filtration

(und Osmose) geschieht, und obgleich zugegeben werden muss, dass v. Sobieranski seine Lehre von der resorbierenden Thätigkeit der Harnkanälchen-Epithelien mit vielem Geschick entwickelt, so scheinen doch seine Beweisgründe nicht entscheidend zu sein.

Übrigens macht der absolute Stillstand der Harnausscheidung nach kurzdauerndem Verschluss der Nierenarterie auch seiner Anschauung sehr bedeutende Schwierigkeiten.

Über den Einfluss des Nervensystems auf die Nierensekretion wissen wir nichts anderes als das, was wir über die Gefässnerven schon kennen gelernt haben (vgl. S. 208, 210).

§ 3. Die Entleerung des Harns.

Aus dem Nierenbecken fliesst der Harn durch die Ureteren in die Blase, bleibt darin eine Zeit lang, um dann in längeren Intervallen herausgetrieben zu werden.

a. Die Ureteren.

Die Bewegungen der Ureteren beginnen immer an der höchst gelegenen Stelle und schreiten von da bis zur Blase fort, ohne auf die Muskulatur der letzteren überzugehen.

Es liegt sehr nahe anzunehmen, dass die Kontraktionen der Ureteren durch den Eintritt des Harnes in denselben ausgelöst werden. In der That hat man gefunden, dass die Ureterkontraktionen nach reichlichem Genuss von Flüssigkeiten rascher aufeinander folgen, dass sich der Ureter in der Pause nach einer Kontraktion in seinem oberen Teil allmählich wieder mit Flüssigkeit füllt, sowie dass an ausgeschnittenen Ureteren innerhalb gewisser Grenzen die Schlagfolge derselben mit der wechselnden inneren Spannung beschleunigt wird. Dagegen wird aber angegeben, dass die Ureterkontraktionen an durstenden Tieren kaum in längeren Perioden aufeinander folgen, als bei solchen Tieren, die reichlich getrunken haben.

Über den Einfluss des Nervensystems auf die Bewegungen der Ureteren giebt Protopopow an, dass Durchschneidung des N. splanchnicus major an der entsprechenden Seite stets eine Verlangsamung zur Folge hat, während Reizung seines peripheren Stumpfes beständig eine Beschleunigung der Ureterbewegungen hervorruft. Übrigens kontrahiert sich auch der ausgeschnittene Ureter rhythmisch. Ob diese Kontraktionen von den in der Ureterwand befindlichen Ganglienzellen, über deren Vorkommen übrigens die Angaben noch beträchtlich differieren, oder ob sie wesentlich von einer automatischen Thätigkeit der Uretermuskulatur (Engelmann) bedingt sind, ist noch unentschieden.

An Menschen, bei welchen infolge irgend welcher Krankheit die Ureteren einer direkten Untersuchung zugänglich gewesen sind, hat man beobachtet, dass sich in der Regel die Blasenöffnungen der beiden Ureteren nicht gleichzeitig kontrahieren, dass an einem und demselben Ureter die Kontraktionen nicht in gleich grossen Intervallen erfolgen, sowie dass die Gesamtmenge des in der Zeiteinheit herausgetriebenen Harnes vielfach variiert. Als Maximum der durch eine einzige Kontraktion gelieferten Harnmenge werden 4 ccm angegeben.

b. Die Harnblase.

Die Ureteren durchbohren in schiefer Richtung die Blasenwandung; je grösser der intravesikale Druck ist, um so stärker wird natürlich auch der Verschluss der Ureterm ündungen, und daraus folgt, dass der Rückfluss des Harns aus der Blase nach den Ureteren gehindert werden muss. Indessen ist dieser Verschluss nicht absolut: bei passiver Dehnung der Blasenwand kann freilich kein Rückfluss stattfinden, wohl aber unter Mitwirkung einer Zusammenziehung der Blasenwand. Dabei darf die Blase nicht zu sehr ausgedehnt sein. Der Eintritt des Blaseninhalts in den Ureter erfolgt nur am Ende einer Ureterkontraktion, bei welcher also die Uretermündung offen ist. Beim Hunde ist die Blasenöffnung der Harnleiter von einem starken Muskelbündel umgürtet. Wird dieses Bündel durchschnitten, so gelingt es viel leichter, den Rückfluss zu bewirken.

Der Harn sammelt sich in der Blase und wird nur in verhältnismässig langen Intervallen daraus herausgetrieben. Der Verschluss der Blase gegen die Harnröhre scheint zum grossen Teil durch ihre anatomische Lage herbeigeführt zu sein, denn auch nach dem Tode fliesst der Harn nicht aus.

Kohlrausch erklärt dies dadurch, dass mit wachsender Anfüllung der Blase mit Flüssigkeit der vordere Teil der Basis derselben sich in den Raum zwischen Symphyse und Blasenausgang einsenkt, so dass auf die Pars prostatica urethrae ein nach hinten gerichteter Druck ausgeübt wird, der das Abfliessen des Harns verhindern kann. S. Mayer weist dagegen auf den Umstand hin, dass die glatte Muskulatur nach Absterben der nervösen Centralorgane in Kontraktion gerät und dass diese Kontraktion im Tode persistiert, bis sie in die Totenstarre übergeht.

Es kommt nun aber hinzu, dass die Blase, ohne sich zu entleeren, im Leben einen stärkeren inneren Druck aushält als nach dem Tode. Dies ist die Wirkung des sogen. inneren Sphincter vesicae, d. h. der kräftig entwickelten cirkulären Muskelbündel, welche, am Blasenhals beginnend, sich bis zu der Prostata erstrecken, sowie des quergestreiften äusseren Sphincters. Beim Harndrang ist es dieser Muskel, welcher den Harn zurückhält.

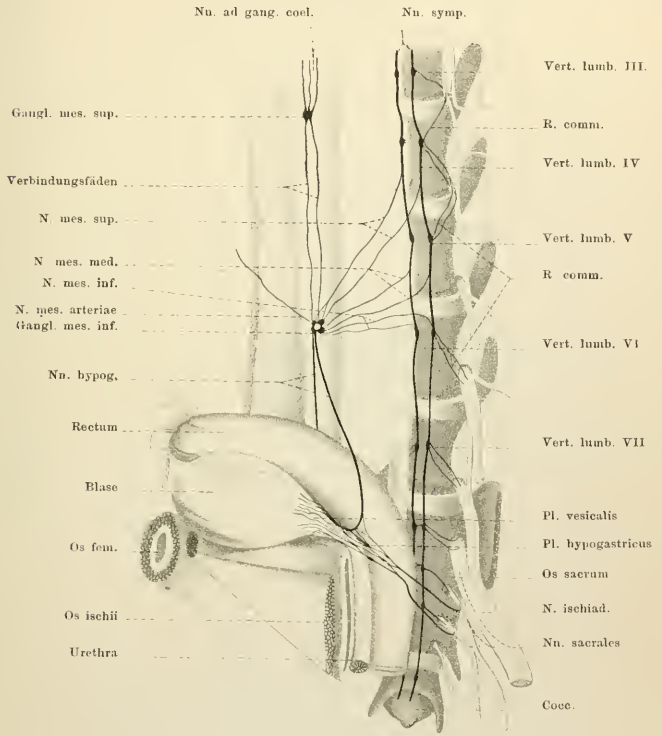
Die Blase erhält ihre motorischen Nerven teils aus dem Lumbal- teils aus den Sakralnerven (Fig. 127). Erstere, welche beim Hunde in den 2.—4. Lumbalnerven heraustreten, sind viel weniger wirksam als die Sakralnerven, die bei demselben Tiere aus den 1. Sakral- bis 1. Koccygealnerven stammen. Unter normalen Umständen wird die Harnaustreibung nur durch Reizung des 2.—4. Sakralnerven erzielt. Durchschneidung der Lumbalnerven ruft keine Blasenschwäche hervor.

Diese Nerven wirken sowohl auf die cirkulären als auf die longitudinellen Faserzüge der Blasenmuskulatur ein, und zwar erstreckt sich ihre Wirkung auf beide Seiten; hierbei muss jedoch bemerkt werden, dass die Wirkung der Sakralnerven auf die entgegengesetzte Seite nur verhältnismässig schwach ist. Es wird indes angegeben, dass die Blasenfunktion ungestört bleibt, wenn die Sakralnerven nur an einer Seite unversehrt sind.

Die Blasennerven, welche in den Lumbalwurzeln enthalten sind, verlaufen durch den Lendenteil des Grenzstranges, die Nn. mesenterici sup., med. und inf., das Ganglion mes. inf., die Nn. hypogastrici und den Plexus hypogastricus zum Plexus vesicalis. Die beiderseitigen Nerven kreuzen sich teilweise in den Ganglien mes. inf. Auch die Sakralnerven gehen durch den Plexus hypogastricus zum Blasenplexus. Ob hemmende Blasennerven existieren oder nicht, ist noch nicht ganz entschieden (Langley und Anderson).

Die Centren der Blasennerven liegen zum Teil wenigstens im Lumbalmark (Goltz). Ausserdem üben auch die höheren Teile des centralen Nervensystems eine Wirkung auf die Blase aus. Diese motorische Bahn würde in den Pedunculi cerebri, Corpora rectiformia, Kopfmark und Rückenmark verlaufen.

Die betreffenden Centren werden durch reflektorische Einwirkungen vielfach erregt; so hat man bei centraler Reizung aller möglichen centripetalen Nerven, mit Ausnahme



Figur 127. Die Nerven der Blase, nach Nawrocki und Skabitschewsky.

des Vagus, Blasenkontraktionen beobachtet, aber nur so lange, als das Gehirn mit dem Rückenmark in Verbindung geblieben war; die Durchschneidung des letzteren am 1. Halswirbel hebt ihre Wirkung auf. In diesem Falle werden jedoch durch Reizung derjenigen centripetalen Blasennerven, welche hauptsächlich in der 2. und 3. hinteren Sakralwurzel liegen, Blasenreflexe erzielt. Das Reflexcentrum liegt zwischen dem 2. und 5. Lendenwirbel. Auch durch centrale Reizung der Nn. hypogastrici werden Blasenkontraktionen reflektorisch hervorgerufen. Hierbei übernimmt aber das Ggl. mes. inf. die Rolle eines Reflexcentrums (Nawrocki und Skabitschewsky; vgl. Kap. XXII).

Die Blase hat aber nicht die Mitwirkung des centralen Nervensystems nötig, um ihre Bewegungen auszuführen. Hunde, an welchen das Rückenmark vom Brustteil an extirpiert wird, zeigen allerdings in der ersten Zeit eine mehr oder weniger erhebliche Störung der Blasenfunktion, der Zustand bessert sich aber allmählich, der Harn wird von selbst und in grösserer Menge auf einmal ausgetrieben, und nach einigen Monaten vollzieht sich die Harnentleerung in einer für den Fortbestand der Gesundheit vollkommen hinreichenden Weise (Goltz und Ewald).

Unter normalen Verhältnissen zeigt die Blase sehr häufig Kontraktionen, welche durch allerlei reflektorische Einwirkungen, durch psychische Einflüsse u. s. w. hervorgerufen werden; auch bei der aus dem Körper herausgeschnittenen Blase hat man Kontraktionen beobachtet.

Der Tonus, in welchem sich die Blasenmuskeln normal befinden, ist variabel; er sinkt im Schlafe sowie unter der Einwirkung von Anästhetica beträchtlich herab.

Die normale Harnaustreibung ist zum Teil ein willkürlicher Vorgang und wird durch die Anfüllung der Blase angeregt. Berührung mit indifferenten Flüssigkeiten, besonders Harn, wird nicht empfunden. Kalte und sehr warme Flüssigkeiten verursachen Empfindung und Harndrang. Eine starke Füllung, welche normalerweise die Harnaustreibung anregt, ruft zuerst stärkere Kontraktion und Spannung, dann erst Empfindung und Harndrang hervor. Reizungen der Pars prostatica urethrae werden zwar empfunden, machen aber keinen Harndrang; dieser tritt vielmehr erst auf Dehnung und reaktive Kontraktion der Blasenwand hervor. Die Lehre, dass der Harndrang vom Austritt von Harn in die Urethra herrühre, wäre also unrichtig (Guyon).

Man kann, trotz starken Harndranges, die Harnaustreibung unterdrücken, indem man den äusseren quergestreiften Sphincter willkürlich kontrahiert.

Die Austreibung des Harns erfolgt durch willkürliche Erschlaffung des äusseren Sphincters, auf welche die reflektorische Kontraktion der gesamten Blasenmuskulatur, wie auch die des inneren Sphincters folgt. Ein grosser Teil der longitudinalen Muskelfasern geht nämlich auf die Fasern des Sphincters ununterbrochen über, und infolge dieser Anordnung muss sich die Blasenmündung erweitern. Die Austreibung wird durch den M. bulbocavernosus unterstützt, indem derselbe bei seiner Kontraktion den Bulbus urethrae komprimiert und also den dort befindlichen Harn heraustreibt. Dagegen spielt die Bauchpresse bei der Harnaustreibung keine wesentliche Rolle, und sie allein vermag keine Harnentleerung zu bewirken.

Früher stellte man sich vor, dass die gesunde Blasenschleimhaut absolut keine Resorption der in der Blase befindlichen Substanzen gestattete. Dies ist jedoch nicht richtig, denn durch neuere Versuche hat man nachweisen können, dass verschiedene Substanzen, wie z. B. Ferrocyankalium, Natriumsalicylat, Cyankalium, Strychnin, Atropin, Curare, Harnstoff, Phosphorsäure, Wasser in der That aus der Blase resorbiert werden können.

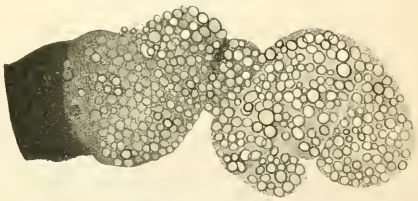
Zweiter Abschnitt.

Die Ausscheidungen durch die Haut.

Durch die Talg- und die Schweissdrüsen, sowie durch die sogen. Perspiratio insensibilis werden von der Haut verschiedene Substanzen vom Körper abgegeben. Diese Absonderung hat jedoch eine wesentlich andere Aufgabe als die Harn- und Kotabgabe, denn sie bezweckt, teils die Haut vor verschiedenen Schädlichkeiten zu schützen, teils spielt sie eine sehr bedeutende Rolle bei der Regulation der Körpertemperatur.

§ 1. Die Talgdrüsen.

Mit Ausnahme der Hohlhand und der Fusssohle enthält die Haut überall Talgdrüsen, welche das sogen. Hauttalg abgeben. Dieses ist, frisch abgesondert, eine ölige, halbflüssige Masse, welche auf der Hautoberfläche zu einem schmierigen Talg erstarrt, und besteht aus Eiweissstoffen, Fett und Cholesterin. Durch diese Absonderung wird die Haut wie eingeölt und bekommt dadurch ihre Geschmeidigkeit sowie die Eigenschaft, durch Wasser nicht aufzuquellen. Sogar nach einem lange dauernden Bad zeigen nur diejenigen Partien der Haut, welche keine Talgdrüsen haben, Spuren von der Einwirkung des Wassers. Auch die Haare verdanken dem Hauttalg ihre Geschmeidigkeit.



Figur 128. Drüsenschlauch aus der Präputialdrüse der Maus nach Behandlung mit dem Osmiumgemisch, nach Altmann.

In Bezug auf die Bildung des Hauttalges verweise ich auf Fig. 128, die nach Altmann einen Drüsenschlauch aus der Präputialdrüse der Maus darstellt. Das bläschenförmige Endstück des Schlauches ist mit kugeligen Körnern, deren Peripherie von einem mehr oder weniger starken Fettmantel gebildet wird, dicht gefüllt. Kerne und Zellgrenzen sind nicht sichtbar, da sie von den körnigen Gebilden verdeckt werden. Im mittleren Teil des Schlauches sehen wir die geordneten Ringkörner mehr und mehr sich verschmieren, um im Endstück selbst eine schwarze Masse, das Sekret, zu bilden. Dasselbe schwarzgefärbte Sekret finden wir dann in den grossen und kleinen Sekreträumen der Drüse vor.

Einige Erfahrungen scheinen dafür zu sprechen, dass die Absonderung des Hauttalges unter dem Einfluss sympathischer Nerven steht (Arloing). Jedoch können wir zur Zeit noch nichts Bestimmtes darüber sagen.

§ 2. Der Schweiss und die Schweissabsonderung.

a. Der Schweiss.

Der Schweiss wird in den Schweissdrüsen gebildet. Er ist der verdünnteste aller Körpersäfte, und stellt, filtriert, eine klare, ungefärbte Flüssigkeit von 1.003—1.006 spezifischem Gewicht dar. Seine Reaktion kann sauer, neutral oder alkalisch sein; sein Geschmack ist salzig, sein Geruch unangenehm, an verschiedenen Hautpartien aber verschieden.

Nach Harnack, der den von einem Rheumatiker in einer Schwitzwanne während 1—2 Stunden abgesonderten Schweiss analysierte, hat der Schweiss folgende Zusammensetzung:

Wasser	99.09—99.16 Proc.
Fixa	0.91—0.85 „
Organische Substanz	0.24—0.20 „
Anorganische Substanz	0.67—0.65 „
NaCl	0.52 „
Phosphorsaure Erdalkalien	0.03 „
H_2SO_4	0.05—0.06 „
KalIO	0.05—0.04 „
Harnstoff	0.12 „

Der menschliche Schweiss soll ausserdem 0.045 Proc. Eiweissstoffe und zwei Enzyme, ein zuckerbildendes und ein eiweisslösendes, sowie Ätherschwefelsäuren, aromatische Oxysäuren, Skatol und Kreatinin in geringer Menge enthalten.

Die Menge des täglich abgegebenen Schweisses ist eine sehr variable und vor allem von den Anforderungen der Wärmeregulation abhängig. Je stärker die Schweisssekretion ist, um so reichlicher wird auch die absolute Menge der im Schweiss enthaltenen festen Stoffe, unter welchen speziell der Harnstoff von Bedeutung ist. Während die Harnstoffabgabe im Schweiss gewöhnlich nur eine geringe und gänzlich zu vernachlässigende ist, kann sie, wie wir schon früher bemerkt haben (S. 75), unter Umständen eine beträchtliche Grösse erreichen.

b. Die Schweissabsonderung.

Angesichts der Bedeutung des Schweisses für die Wärmeregulation des Körpers (vgl. S. 398) liegt es schon von vornherein nahe anzunehmen, dass die Thätigkeit der Schweissdrüsen vom centralen Nervensystem wesentlich abhängig sein muss. Dies wird auch durch die Erfahrung bestätigt.

Die Reizung eines durchschnittenen N. ischiadicus oder Pl. brachialis bei einer Katze lässt in kurzem grosse Schweisstropfen auf der unbehaarten Haut der Pfote erscheinen (Goltz).

Diese Schweissabgabe ist eine wirkliche Sekretion und kein Filtrat aus dem Blute; selbst noch volle 20 Minuten nach Amputation eines Beines kann man durch Nervenreizung eine kräftige Sekretion erregen (Kendall und Luchsinger); auch tritt die Schweissabsonderung zum Vorschein, wenn der Druck der umgebenden Luft höher als der gleichzeitig stattfindende Aortadruck ist (Levy-Dorn); selbst bei sehr kleinen Dosen

von Atropin wird sie trotz der stärksten Nervenreizung aufgehoben; wenn die Pfote unter einen erniedrigten Luftdruck gestellt wird, tritt an und für sich, d. h. ohne Nervenreizung, keine Schweissabsonderung ein. In Bezug auf die Abhängigkeit der Absonderung vom Nervensystem haben wir also bei den Schweissdrüsen ganz dieselben Erscheinungen als z. B. bei den Speicheldrüsen.

Betreffend den Verlauf der Schweissnerven haben die Versuche zur Zeit ergeben, dass sie für die Vorderpfote der Katze in den Nn. medianus und ulnaris, für die Hinterpfote im N. ischiadicus enthalten sind. Wie es scheint, treten die meisten Schweissnerven aber nicht mit den Wurzeln dieser Nerven aus dem Rückenmarke aus, sondern verlaufen zuerst in sympathischen Bahnen (Bruststrang, bezw. Bauchsympathicus), bevor sie sich den Extremitätennerven zugesellen. Die Quellen der Schweissnerven des Bauchstranges sind die drei unteren Brust- und die vier oberen Lendenwurzeln; die Schweissnerven der Vorderpfote entspringen aus der vierten Brustwurzel.

Viele Tiere schwitzen gar nicht, andere Tiere zeigen nur an einzelnen Stellen eine Schweissabsonderung, wie z. B. die Katze, die nur an der unbehaarten Sohlenfläche der vier Füsse schwitzt. Beim Menschen ist das Schweissvermögen zu einer ganz vorzüglichen Ausbildung gelangt: es kommt, wenn auch in wechselnder Stärke, der ganzen Haut zu; als Prädilektionsstellen sind die Gesichtshaut (Stirn), die Vola manus und Planta pedis zu nennen.

Die Centren der Schweissnerven liegen im Rückenmark, denn wenn man einer jungen Katze das Rückenmark in der Höhe des vierten Brustwirbels durchschneidet, so kann man sowohl durch Hitze als durch Dyspnoë Sekretion an den Hinterpfoten erzielen. Angesichts der Bedeutung der Schweissabsonderung bei der Wärmeregulation ist es sehr wahrscheinlich, dass sich im Kopfmark ein allgemeines Schweisscentrum vorfindet, obgleich wir zur Zeit noch nichts Bestimmtes darüber wissen.

Die Schweissabsonderung wird durch psychische Erregungen (Angst u. s. w.), durch Hitze, Erstickung und reflektorische Einwirkungen, sowie durch verschiedene Gifte ausgelöst. Unter den letzteren ist besonders das Pilokarpin bemerkenswert, denn dieses vermag auch bei durchschnittenen Schweissnerven eine Schweissabsonderung hervorzubringen, obgleich diese unter der Mitwirkung des centralen Nervensystems stärker wird.

Die Wirksamkeit der Nervenreizung ist vor allem von der Temperatur der Drüsen abhängig; grosse Kälte lässt die Nervenreizung erfolglos. Jedoch kann man bei einer Körpertemperatur von 28—22° C. die Pfotenballen der Katze durch psychische Erregung, reflektorische Reizung oder Erstickung zum Schwitzen bringen. Auf der anderen Seite bringt Hitze auch in dem Falle Schweissabsonderung hervor, wenn das Rückenmark am 9. Brustwirbel abgetrennt und alle hinteren Wurzeln des abgetrennten Markes durchschnitten sind, d. h. die Hitze wirkt ebenso wie die Erstickung auf die Schweissnervencentren direkt erregend ein (Luchsinger).

Endlich muss bemerkt werden, dass verschiedene Erfahrungen dafür sprechen, dass die Schweissdrüsen auch unter dem Einfluss von hemmenden Nerven stehen, welche, ganz wie die absondernden, in sympathischen Bahnen verlaufen.

§ 3. Die sogenannte insensible Perspiration durch die Haut.

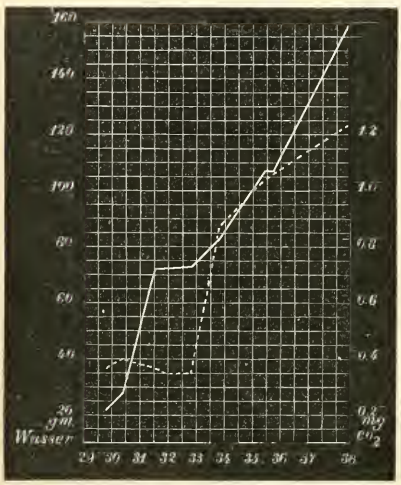
Als insensible Perspiration durch die Haut bezeichnen wir die durch die Haut stattfindende Kohlensäureausscheidung, sowie diejenige Abgabe von Wasserdampf, welche unabhängig von der Thätigkeit der Schweissdrüsen erfolgt.

Die Kohlensäureabgabe durch die Haut ist beim Menschen im Verhältnis zu der Kohlensäureabgabe durch die Lungen sehr gering. Sie ist ebenso wie die Wasserdampfabgabe zu wiederholten Malen an begrenzten Teilen der Körperoberfläche studiert worden.

Solche Untersuchungen können aber, auch wenn sie über den Einfluss verschiedener Variabeln wertvolle Aufschlüsse bringen, doch keinen sicheren Anhaltspunkt für die Beurteilung der gesamten CO_2- und Wasserdampfabgabe der ganzen Körperoberfläche geben.

Um eine derartige Bestimmung auszuführen, schliesst man das Versuchsindividuum mit Ausnahme des Kopfes in einen Kasten, welcher durch eine dazu geeignete Vorrichtung ventiliert wird. Dies ist bei Bestimmung der Wasserdampfabgabe unumgänglich notwendig, weil die Luft des Kastens sonst bald mit Wasserdampf gesättigt und also die weitere Abgabe verhindert wird.

Nach Schierbeck ist die CO_2-Abgabe bei einer Temperatur von 29 bis 33° C. ziemlich unverändert und beträgt etwa 0.35 g pro Stunde, d. h. 8.4 g pro die. Steigt die umgebende Temperatur aber über 33° C., so nimmt die CO_2-Abgabe plötzlich stark zu, so dass sie bei 33.5—34° C. sogar die doppelte Grösse erreicht und bei 38.5° C. nicht weniger als 1.2 g pro Stunde beträgt.



Figur 129. Die Abgabe von Kohlensäure und Wasserdampf von der Haut bei verschiedener Temperatur der umgebenden Luft, nach Schierbeck. ——— Wasserdampf. · ··· Kohlensäure. Die Abscisse bezeichnet die Lufttemperatur.

Gerade bei einer Temperatur von mehr als 33° C. tritt nun auch eine unverkennbare Schweissabsonderung ein, und es ist daher nicht unmöglich, dass die betreffende Vermehrung der CO_2-Abgabe gerade durch die dabei erscheinende vermehrte Arbeit der Schweissdrüsen hervorgerufen ist.

Auch unterhalb dieser kritischen Temperatur findet eine Wasserdampfabgabe von der Haut statt, und zwar ist sie, unter sonst gleichen Verhältnissen, um so geringer, je geringer die äussere Temperatur ist. Wir finden also nach Schierbeck die Wasserdampfabgabe des nackten Körpers bei 29.8° = 22.2 g, bei 31.5° = 71.9 g, bei 32.8° g = 73.4 g pro Stunde.

Es fragt sich nun, woher diese Wasserabgabe stammt. Man kann sich hierbei zwei Möglichkeiten denken, nämlich, dass sie durch Verdampfung aus den Drüsenzellen und durch die Epidermis stattfindet, oder dass sie, auch wenn kein eigentlicher Schweiss erscheint, doch durch eine wirkliche Sekretion der Schweissdrüsen abgesondert wird; auch können natürlich diese beiden Faktoren zusammenwirken.

Dass eine Verdampfung an der Hautoberfläche, ohne Mitwirkung eines sekretorischen Prozesses, stattfindet, ist sehr wahrscheinlich. Von welchem Umfange sie aber ist, lässt sich dagegen sehr schwer entscheiden. Da wir aber bei der Temperatur der umgebenden Luft, bei welcher eine unverkennbare Schweisssekretion auftritt, keine plötzliche Zunahme

der Wasserausscheidung durch die Haut beobachten, sondern diese in einem ziemlich regelmässigen Verlauf zunimmt, so ist es wenigstens nicht ganz unwahrscheinlich, dass auch bei einer Temperatur von 29—33° C. die Absonderung der Schweissdrüsen die wichtigste Quelle der Wasserabgabe darstellt. Dass dabei kein flüssiger Schweiss erscheint, kann ganz einfach dadurch erklärt werden, dass das Wasser in demselben Masse verdampft, als es aus den Drüsen abgesondert wird. Für eine nähere Kenntnis dieser Frage könnten wahrscheinlich Bestimmungen über die Wasserdampfabgabe bei niedrigeren Temperaturen wertvolle Aufschlüsse geben.

§ 4. Die Resorption durch die Haut.

Die zahlreichen Untersuchungen, welche über diesen Gegenstand angestellt worden sind, haben ergeben, dass die unversehrte Haut für Wasserlösungen indifferenter Stoffe, für zerstäubte Flüssigkeiten, für Gase, für in Salbenform applicierte Substanzen undurchgängig ist. Einige Autoren sind jedoch in dieser Hinsicht zu abweichenden Resultaten gekommen.

Dagegen besitzen die Bindehaut, die Schleimhaut des Respirationsapparates sowie andere Schleimhäute ein gutes Resorptionsvermögen.

VIERZEHNTES KAPITEL.

Die Körpertemperatur und ihre Regulierung.

§ 1. Die Körpertemperatur des Menschen.

Die Vögel und Säugetiere unterscheiden sich von allen anderen lebendigen Geschöpfen dadurch, dass ihre Körpertemperatur konstant bleibt trotz aller Variationen der Temperatur des umgebenden Mediums; sie werden daher homoiotherme oder, da die Temperatur des umgebenden Mediums in der Regel niedriger als ihre Körpertemperatur ist, warmblütige genannt.

Bei verschiedenen Arten der warmblütigen Tiere zeigt die Körpertemperatur bedeutende Differenzen. Im allgemeinen ist die Körpertemperatur der Vögel (39.4—43.9° C.) höher als die der Säugetiere (35.5—40.5° C.), und unter diesen besitzen zahlreiche Gattungen eine höhere Körpertemperatur als der Mensch (37.5° C.). Bei einer Körpertemperatur von derselben Höhe wie die normale der Vögel und mehrerer Säugetiere ist der Mensch schon sehr krank (vgl. unten).

Die Körpertemperatur wird bei Tieren in der Regel im Rectum, beim Menschen entweder dort oder in der Mund- oder Achselhöhle gemessen. Es ist selbstverständlich, dass das Thermometer immer eine gewisse Zeit braucht, um sich auf die betreffende Temperatur einzustellen, sowie dass an diesen verschiedenen Orten die Temperatur, wegen des Wärmeverlustes von den oberflächlichen Teilen des Körpers, nicht dieselbe sein kann, und zwar hat die Temperatur im Rectum ihren höchsten und in der Achselhöhle ihren niedrigsten Wert.

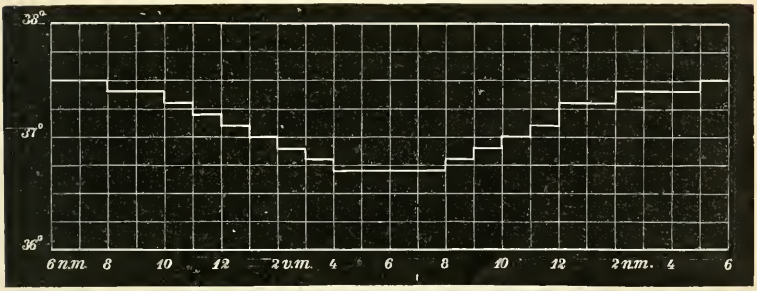
Bei der Temperaturmessung im Rectum muss das Thermometer genügend tief eingeschoben werden, um die wirkliche Temperatur im Körperinnern angeben zu können. Wenn die Mundhöhle zur Temperaturmessung benutzt wird, bringt man das Thermometer unter die Zunge und schliesst den Mund. Die hintere Öffnung der Mundhöhle ist, wie schon erwähnt (S. 261), normal immer geschlossen. Die Achselhöhle bildet nie eine vollkommen geschlossene Höhle und wird nur behufs der Temperaturmessung durch Andrücken des Oberarmes gegen die Brustwand dazu umgebildet. Es dauert aber einige Zeit, bis die Temperatur in der solcherart gebildeten Höhle so hoch als möglich ansteigt, und daher muss das Thermometer in der Achselhöhle länger als in der Mundhöhle oder im Rectum liegen bleiben, um die richtige Temperatur anzugeben.

Die zahlreichen Bestimmungen der normalen Körpertemperatur des Menschen haben ergeben, dass dieselbe bei verschiedenen Indi-

viduen Schwankungen von einigen zehntel Grad darbietet. Als Mittelwert derselben geht für die Temperatur im Rectum 37.5°, in der Mundhöhle 37.2° und in der Achselhöhle 37.0° C. hervor.

Übrigens ist es nicht ganz richtig, zu sagen, der Mensch habe eine konstante Körpertemperatur. Es zeigt sich nämlich — auch wenn wir von den krankhaften Temperatursteigerungen oder von den Temperatursenkungen infolge zu starker Abkühlung u. s. w. absehen —, dass die Körpertemperatur des Menschen im Laufe des Tages gewisse normale Schwankungen darbietet; die Differenz zwischen Minimum und Maximum der Tagestemperatur kann bei einem ganz gesunden Menschen 1—1.5° C. und noch mehr betragen.

Die betreffenden Schwankungen haben übrigens einen sehr regelmässigen Verlauf und zeigen nach Jürgensen ein Minimum früh morgens, etwa 3—6 Uhr, von da an steigt die Körpertemperatur allmählich an, um nach einiger Schwankung nachmittags etwa 6—7 Uhr ihr Maximum zu erreichen (vgl. Fig. 130).



Figur 130. Die normalen Schwankungen der Körpertemperatur beim Menschen, nach Jürgensen.

Die Ursache dieser Schwankungen scheint vor allem von Schwankungen in der Intensität des Stoffwechsels bedingt zu sein. Wenn man nämlich die CO_2-Abgabe, die gewissermassen als ein relativer Ausdruck der Stoffwechselgrösse angesehen werden darf (vgl. S. 123), zu verschiedenen Tageszeiten bestimmt, so findet man zwischen dem Verlauf derselben und dem der Körpertemperatur eine überraschende Übereinstimmung (vgl. Fig. 131). Ich bemerke, dass die in der Figur eingezeichnete Temperaturkurve nicht von der Versuchsperson stammt, an welcher die CO_2-Abgabe bestimmt worden ist. Die Abweichungen zwischen den beiden Kurven, die hier auftreten, sind derart, dass sie sich durch diesen Umstand befriedigend erklären lassen.

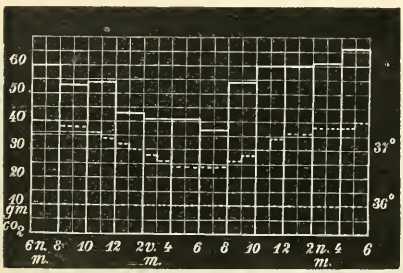
Wenn absichtlich die Wärmebildung oder der Wärmeverlust in der einen oder anderen Richtung beeinflusst wird, so werden dadurch Störungen in der Körpertemperatur hervorgerufen, welche jedoch ziemlich schnell wieder ausgeglichen werden. So nimmt die Körpertemperatur nach Trinken von kaltem Wasser, nach absolut ruhigem Stillsitzen u. s. w. ab; sie steigt durch kräftige Muskelarbeit an u. s. w.

Indessen sind diese Veränderungen der Körpertemperatur in der Regel nur sehr geringfügig, und es zeigt sich übrigens das sehr bemerkenswerte Verhalten, dass der aus genügend zahlreichen Messungen her-

geleitete Mittelwert der Körpertemperatur pro 24 oder 48 Stunden trotz aller solchen Eingriffe dennoch demjenigen ganz gleich bleibt, welcher ohne alle derartige störende Eingriffe beobachtet wird.

Die Variationen der Körpertemperatur bei verschiedenen Altersklassen sind nur wenig erheblich. Da der Fötus einen gewissen, wenn auch geringen Stoffwechsel hat, muss dessen Körpertemperatur etwas höher als die der Mutter sein, was auch durch direkte Beobachtungen erwiesen ist. Die Differenz beträgt aber nur etwa 0.3° C. Nach der Geburt sinkt die Temperatur des Kindes um etwa 0.5—0.8 C. herab, was nur zum Teil von dem ersten Bad abhängig ist, steigt während der ersten Woche, wie es scheint, mit einigen Schwankungen wieder an und hält sich dann etwa auf dem oben angegebenen Wert bis in das Greisenalter, wo die Körpertemperatur wieder einige Zehntelgrade höher werden soll.

Wird der Körper einer excessiven Wärmeentziehung ausgesetzt, so vermag er nicht mehr seine Körpertemperatur konstant zu behalten, sondern dieselbe nimmt allmählich ab. Je tiefer die Temperatur herabsinkt, um so grösser sind die dadurch hervorgerufenen Störungen.



Figur 131. Die zweistündige CO_2-Abgabe beim Menschen. —— Kohlensäure, Gramm pro 2 Stunden. ·· Die Körpertemperatur nach der Kurve von Jürgensen.

Beim Kaninchen hat Winternitz folgendes beobachtet: 1) Abkühlung auf 34—31° C. Zitterbewegungen treten selbst auf forcierte Abkühlung nicht mehr regelmässig ein; die Atmungsfrequenz nimmt beträchtlich ab.

2) Abkühlung auf 31—29° C. Neigung zum Einschlafen. Die Reaktion nach einer schmerzhaften Hautreizung nur schwach oder ganz aufgehoben; ebenso die Pupillreaktion bei starkem Licht.

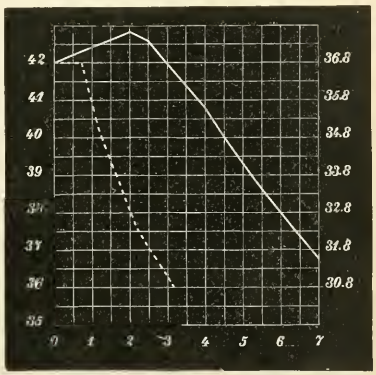
3) Abkühlung auf 29—26°. Wenn das Tier in eine abnorme Lage gebracht wird, so verharrt es lange darin. Störungen in der Koordination der Muskelbewegungen: das Tier hockt zwar zumeist oder vermag normal springend sich fortzubewegen, aber beim Hocken treten pendelnde Schwankungen des ganzen Körpers auf, und wird das Tier gestossen, so taumelt es und findet nicht immer gleich seine ursprüngliche Haltung; versucht man die vorderen Extremitäten in eine andere Stellung zu bringen, so führt es dieselben zurück, dagegen belässt es die hinteren Extremitäten, wenn man dieselben nach aussen oder hinten abzieht, nicht selten in der ihnen beigebrachten Stellung.

4) Abkühlung auf 26—22° C. Die Störungen nehmen beträchtlich zu, und bei diesen sind die Gefässnervencentren deutlich mitbeteiligt. Das Tier liegt soporös auf der Seite, versucht zuweilen sich aufzurichten, wobei die eine oder andere Extremität nachgeschleppt wird. Schwache Hautreizung, ja starke Temperaturreizung rufen keine Reflexe hervor. Der Blutdruck sinkt herab.

5) Abkühlung auf 22—19° C. Das Tier liegt soporös, macht nur einzelne, unvermittelte Bewegungen, zeitweilig treten kurze, krampfartige Zuckungen im Kopf oder in den Extremitäten auf. Bei starken taktilen Reizen ausgebreitete, aber sehr schwache Reflexe. Auch diese wie der Kornealreflex hören endlich auf. Die Atmung sistiert, und das Tier stirbt.

Bei der Abkühlung leiden also zuerst die höchsten nervösen Centren, und nur bei fortgeschrittener Abkühlung werden auch die für die Erhaltung des Lebens wichtigsten Centren des Kopfmarkes gelähmt. Theoretisch dürfte man annehmen können, dass beim Menschen trotz einer sehr beträchtlichen Herabsetzung der Körpertemperatur doch eine Wiederherstellung möglich ist, so lange die Centren des Kopfmarkes ihre Leistungsfähigkeit nicht eingebüsst haben. Dies wird in der That von der Erfahrung bestätigt. Man hat Fälle beobachtet, wo die Körpertemperatur infolge starker Abkühlung auf 24° C. herabgesunken war und der Kranke dennoch wiederhergestellt worden ist. Ja es wird sogar ein Fall erwähnt, wo ein Mann, trotzdem seine Körpertemperatur nur 26.7° C. betrug, sein Bewusstsein noch hatte!

Ebenso wie eine Erniedrigung ruft eine Erhöhung der Körpertemperatur, wenn sie über eine gewisse, bei verschiedenen Individuen verschiedene Grenze steigt, zuerst Störungen des allgemeinen Befindens, dann des Bewusstseins hervor, während noch die Centren des Kopfmarkes funktionsfähig sind. Im allgemeinen kann man sagen, dass der Körper leichter eine Abnahme als eine Zunahme seiner Temperatur verträgt. Schon eine Erhöhung der Temperatur um 3—4° C. erzeugt sehr schwere Störungen, und eine Körpertemperatur von 41 bis 42° C. stellt, der Erfahrung nach, ein sehr drohendes Symptom dar. Jedoch kann der Mensch noch höhere Körpertemperaturen ertragen, ohne zu sterben, vorausgesetzt, dass sie nicht lange dauern. Die höchsten Körpertemperaturen, die mit Sicherheit an Menschen, die nachher genasen, beobachtet wurden, sind 43.6 (Sonnenstich), 44 (Scarlatina, Malaria), 46° (? Malaria).



Figur 132. Die Körpertemperatur nach dem Tode, nach Niederkorn. ——— Febris typhoides (die Temperatur ist im Diagramm links angegeben). Lungenschwindsucht (die Temperatur ist rechts angegeben). Die Abscisse bezeichnet Stunden nach dem Tode.

Nach dem Tode kühlt sich der Körper natürlich ab, jedoch nicht immer sogleich. Es zeigt sich nämlich, dass die Temperatur des toten Körpers nach infektiösen Fiebern, nach Verletzungen am Gehirn oder Kopfmark, eine Zeit lang noch ansteigt, was davon abhängig ist, dass der Stoffwechsel und also auch die Wärmebildung nicht überall im Körper in demselben Augenblicke aufhört, wo der Kranke seinen letzten Atemzug thut. Auch nach dem Tode an chronischen, langsam verlaufenden Krankheiten, wo man keine solche postmortale Steigerung der Temperatur beobachtet, bezeugt die Art, in welcher die Temperaturabnahme des Körpers vor sich geht, dass die Verbrennung in einzelnen Organen nicht im Moment des Todes aufhört. Wir finden hier, dass die Temperatur zuerst eine Zeit lang unverändert

bleibt oder ganz schwach abnimmt, um danach schnell abzusinken. Das erste Stadium kann nicht anders gedeutet werden, als so, dass noch eine Wärmebildung im Körper stattfindet (vgl. Fig. 132).

§ 2. Die Quellen der tierischen Wärme.

Die Quelle der tierischen Wärme liegt in der im Körper stattfindenden Verbrennung (vgl. S. 27). Da diese in allen Körperteilen stattfindet, so sind alle die verschiedenen Organe an der Wärmebildung des Körpers beteiligt. Jedoch ist der Anteil der verschiedenen Organe an der genannten Wärmebildung sehr verschieden, indem nämlich der Stoffwechsel in gewissen Organen verhältnismässig stärker als in anderen ist. Jenen muss also eine grössere Bedeutung bei der Wärmebildung im Körper zugeschrieben werden.

Unter allen Körperteilen sind die quergestreiften Muskeln in dieser Beziehung die wichtigsten. Dieselben betragen etwa 40 Proc. und, wenn wir vom Skelett, wo die Wärmebildung ihrer absoluten Grösse nach wahrscheinlich nicht sehr bedeutend ist, absehen, sogar 50 Proc. des gesamten Körpergewichts.

Bei jeder Muskelkontraktion wird gleichzeitig mit der geleisteten Arbeit Wärme erzeugt, und, wenn wir die gesamte Kraftproduktion (Wärme + mechanische Arbeit) des Muskels auf WE reducieren, so zeigt es sich, dass die zur Arbeit verwendete Energie nur ein Bruchteil derjenigen ist, die bei der Muskelkontraktion entwickelt wird, dass also bei jeder Muskelkontraktion die potentielle Energie zu einem grösseren Teil in Wärme als in mechanische Arbeit verwandelt wird.

Am ausgeschnittenen Froschmuskel hat Fick bei maximaler Reizung z. B. gefunden, dass bei geringer Belastung die mechanische Arbeit nur etwa $^1/_{10}$ der totalen Energieproduktion beträgt. Bei grösserer Belastung wird diese Relation grösser, erreicht aber bei maximaler Belastung doch keinen höheren Wert als etwa $^1/_3$—$^1/_4$.

Entsprechende Resultate hat man auch bei den Säugetieren und beim Menschen gefunden. Wie wir schon gesehen haben, steigt die CO_2-Abgabe bei körperlicher Arbeit sehr beträchtlich an. Wenn man nun zu gleicher Zeit die thatsächlich geleistete äussere Muskelarbeit quantitativ bestimmt und ferner annimmt, dass die in grösserer Menge gebildete Kohlensäure durch Verbrennung von Kohlehydraten entstanden ist (was den niedrigsten Wärmewert für die Kohlensäure ergiebt), so kann man berechnen, ein wie grosser Teil der bei der Muskelthätigkeit stattfindenden Energieproduktion als äussere Arbeit erscheinen ist. Dabei hat es sich bei Versuchen an Menschen herausgestellt, dass der als äussere nützliche Arbeit hervortretende Teil der totalen Energieproduktion bei Arbeit mit den unteren Extremitäten (Bergan-Steigen, Klettern) etwa 40 Proc., und bei Arbeit mit den vorderen Extremitäten (Drehen) etwa 25 Proc. der gesamten Energieproduktion beträgt. Da nun die quergestreiften Muskeln des Körpers nie ganz unthätig sind, indem sogar im tiefsten Schlaf jedenfalls das Herz und die Atmungsmuskeln arbeiten, und im wachen Zustande, auch bei Bettlage, die übrigen Körpermuskeln in einem gewissen Grade gespannt sind, so ist es deutlich, dass die Muskeln einen sehr grossen Betrag der gesamten im Körper gebildeten Wärme liefern müssen (vgl. Kap. XV).

Hierzu kommt noch, dass bei vielen Muskelbewegungen die geleistete Arbeit dem Körper als Wärme wieder zu gute kommt, wie dies vor allem mit dem Herzen der Fall ist. Durch die Kontraktion der Herzkammer wird das Blut in die grossen Arterien herausgetrieben und hat nun eine gewisse lebendige Kraft erhalten. Diese wird während der Blutströmung in den Gefässen allmählich verbraucht, indem sie durch die Friktion in Wärme verwandelt wird.

Was die Muskeln in der That für die Wärmebildung leisten, geht am deutlichsten aus dem Vergleich der Verbrennung im Körper bei Ruhe und Arbeit hervor. Ein erwachsener Mann sondert bei Ruhe etwa 30 g Kohlensäure pro Stunde aus; bei körperlicher Bewegung steigt die CO_2-Abgabe pro Stunde auf 130 g und höher — also eine Zunahme von 100 g CO_2 und mehr. Wenn wir nun wie vorher annehmen, dass diese Zunahme auf Kosten der Kohlehydrate stattfindet, so entspricht sie in dem betreffenden Falle einer Verbrennungswärme von 259 WE. Angenommen, ein Drittel davon sei zu äusserer nützlicher Arbeit, die dem Körper nicht als Wärme zurückgegeben ist, verwendet, so bleiben zur Erwärmung des Körpers jedenfalls 172 WE, die ohne jeden Zweifel der gesteigerten Muskelthätigkeit und den davon bedingten gesteigerten Leistungen des Herzens und der Respirationsmuskeln entstammen. Welche Bedeutung diese Wärmeentwicklung hat, ist ersichtlich, wenn wir bedenken, dass die zur Unterhaltung der Körpertemperatur nötige Wärmemenge pro 24 Stunden im ganzen nur etwa 1700—1800 WE beträgt.

Übrigens bilden auch die ganz ruhenden Muskeln Wärme, wie aus den folgenden Beobachtungen hervorgeht. Meade-Smith bestimmte gleichzeitig die Temperatur des Aortablutes und der Schenkelmuskeln und zwar, indem er die Blutzufuhr zu den betreffenden Muskeln abgesperrt hatte. Es zeigte sich hierbei, dass die Temperatur des Muskels zu Anfang der 5 Minuten dauernden Absperrung in der Regel und am Ende ohne Ausnahme höher war als die Temperatur des Aortablutes, sowie dass die Temperatur des Muskels während der Absperrung immer zunahm. Diese Zunahme konnte bis auf 0.1° C. und die Differenz zwischen Muskel- und Bluttemperatur am Ende der Absperrung auf 0.6° C. steigen.

Ausser den Muskeln kommen als Wärmebildner die Drüsen, besonders die Leber, der Magen und die Därme u. s. w. in Betracht. Dagegen können den Knochen, mit Ausnahme des roten Knochenmarkes (?), der Haut und den Lungen keine grössere Bedeutung bei der Wärmebildung im Körper zugeschrieben werden. In der grauen Substanz des centralen Nervensystems findet allerdings ein sehr lebhafter Stoffwechsel statt. Da aber der Stoffwechsel in der weissen Substanz sehr gering ist (vgl. Kap. XV), und da das ganze centrale Nervensystem nur etwa 1.9 Proc. des Körpergewichtes beträgt, ist nicht anzunehmen, dass dasselbe bei der Wärmebildung im Körper irgend welche erhebliche Rolle spielt. Den Anteil der verschiedenen Organe bei der Wärmebildung etwas näher festzustellen, ist noch nicht möglich.

§ 3. Die Grösse der Wärmebildung beim Menschen.

Um die täglich von einem Tiere gebildete Wärmemenge zu bestimmen, ist man in zweierlei Weise zuwege gegangen. 1) Unter Bezugnahme auf die Ingesta und das in Dampfform abgegebene Wasser hat man die Wärmeabgabe durch die Haut

kalorimetrisch bestimmt. Wenn ausserdem die beim Versuche stattfindenden Veränderungen der Körpertemperatur des Tieres im genügenden Masse berücksichtigt werden, so erhält man natürlich die während der Versuchsdauer gebildete Wärmemenge. Diese Methode ist aber für länger dauernde Versuche bis jetzt nicht am Menschen, sondern nur an kleineren Warmblütern angewendet worden, weil es noch nicht möglich gewesen ist, ein Kalorimeter eines solchen Umfanges zu bauen, dass man in demselben einen erwachsenen Menschen 24 Stunden lang hätte einschliessen können. Die am Menschen gemachten kalorimetrischen Bestimmungen beziehen sich daher nur auf kürzere Perioden und sind hauptsächlich nur an einzelnen Körperteilen ausgeführt.

2) Um die während 24 Stunden im Körper des Menschen gebildete Wärmemenge zu erhalten, müssen wir uns vorläufig damit begnügen, dieselbe aus anderen Daten indirekt zu berechnen. Diese Daten haben wir in den Erfahrungen über den Stoffwechsel. Wie schon oben (vgl. S. 82) bemerkt, giebt in der That eine derartige Berechnung Resultate, die mit der gleichzeitigen direkten kalorimetrischen Bestimmung ganz genau übereinstimmen. Wir sind also vollständig berechtigt, aus den Resultaten der Stoffwechselversuche die Grösse der im Körper stattfindenden Wärmebildung zu berechnen.

Jedoch müssen wir hierbei folgendes beachten. Die beim Stoffwechsel verbrannten Nahrungsstoffe werden nicht allein zur Wärmebildung, sondern auch zu der vom Individuum ausgeführten mechanischen Arbeitsleistung benutzt. Bei vielerlei Arbeitsleistungen wird die Arbeit dem Körper als Wärme zurückerstattet: diese Arbeit darf also bei der Berechnung der Wärmebildung nicht in Abzug gebracht werden. Wo der Körper aber eine äussere nützliche Arbeit ausgeführt hat, ist es nicht erlaubt, den in WE ausgedrückten Gesamtstoffwechsel der im Körper thatsächlich gebildeten Wärmemenge gleich zu setzen, denn jener ist grösser als diese. Wenn also z. B. der aus den Zersetzungsprodukten berechnete Gesamtstoffwechsel bei einem mittleren Arbeiter etwa 2800—2900 WE beträgt, so ist seine Wärmebildung ohne jeden Zweifel nicht unerheblich geringer.

Bei einer 25jährigen Frau, die die ganze Versuchszeit hindurch (24 Stunden) in einem hysterischen Schlaf lag, betrug die aus dem Stoffwechsel berechnete Wärmebildung 1228 WE. Dies macht bei einem Körpergewicht von 49.5 kg 24.8 WE pro kg Körpergewicht. Auch nach anderen Erfahrungen genügen etwa 24 WE pro kg Körpergewicht und 24 Stunden, d. h. 1 WE pro Kilo und Stunde, um die Körpertemperatur auf den normalen Stand zu erhalten. Für einen Mann von 70 kg würde also, wenn alle Muskelbewegungen möglichst ausgeschlossen sind, die gesamte Wärmebildung etwa 1750 WE betragen.

Nun findet eine derartige Erschlaffung der Muskeln, wie sie im tiefen Schlaf vorkommt, im wachen Zustande niemals statt, wenn nicht das Individuum besonders zu diesem Zwecke trainiert ist. Dazu kommt noch der Einfluss der genossenen Nahrung auf die Wärmebildung (vgl. S. 95). Die soeben angeführte Zahl für die Wärmebildung ist also jedenfalls nur als ein Minimum zu betrachten. Aus den Beobachtungen an ruhenden Menschen bei genügender, nicht zu reichlicher Kost ergiebt sich vielmehr etwa 30—34 WE pro kg Körpergewicht, d. h. bei einem Mann von 70 kg 2100—2380 WE, als Wert der täglich im Körper gebildeten Wärmemenge. Dass sie übrigens unter verschiedenen Umständen ziemlich grosse Schwankungen darbieten muss, ist ohne weiteres einleuchtend (vgl. auch S. 118 f.).

§ 4. Der Wärmeverlust des Körpers.

Die im Körper gebildete Wärme wird von demselben teils zur Erwärmung der aufgenommenen Kost, inkl. des Wassers, und der eingeatmeten Luft benutzt, teils durch Leitung und Strahlung von der Haut abgegeben, teils endlich beim Verdampfen des Wassers in den Luftwegen und an der Haut, sowie zur Freimachung der Kohlensäure in den Lungen verwendet. Die folgende, wesentlich an Helmholtz und Rosenthal sich anschliessende Berechnung bezweckt die Verteilung der Wärmeausgaben auf diese verschiedenen Quellen bei einem erwachsenen Mann approximativ anzugeben.

A. Erwärmung der genossenen Kost und der eingeatmeten Luft.

1)	Getrunken 1500 g Wasser von 15° C. wird auf 37,5° C. erwärmt — also um 22,5°	= 33,75 WE.	
2)	Genossen 1500 g Essen von 25° C. im Durchschnitt, wird auf 37,5° C. erwärmt, also um 12,5°; spez. Wärme 0,8 =	15,00 „	
3)	Eingeatmet 15000 g (= 11500 l) Luft von 15° C., wird auf 37,5° C. erwärmt, also um 22,5°; spez. Wärme 0,237 =	79,95 „	128,70 WE.

B. Abgabe von Wasser und Kohlensäure bei der Atmung.

4)	Es wird angenommen, dass die eingeatmete Luft von 15° C. zur Hälfte mit Wasserdampf gesättigt ist und dass die ausgeatmete Luft von 37,5° ganz gesättigt ist. Es werden also von den Respirationswegen etwa 450 g Wasser in Dampfform abgegeben; latente Wärme des Wasserdampfes 537 WE . . . . . =	241,70 WE.	
5)	Die Wärmeentbindung beim Entweichen der CO_2 in den Lungen; 800 g; pro 1 g 0,134 WE . . . . . =	107,20 „	348,90 WE.
			477,60 WE.

Die Summe der sub 1—5 verzeichneten Wärmeabgabe beträgt 477,60 WE. Da die ganze Wärmeabgabe eines erwachsenen Menschen auf etwa 2400 WE geschätzt werden kann, stellen also die jetzt erörterten Quellen des Wärmeverlustes nur etwa 20 Proc. des gesamten Wärmeverlustes dar. Die übrige Wärmeabgabe, welche rund 80 Proc. des ganzen beträgt, geschieht durch die Haut.

Die Haut giebt an die umgebende Luft oder an andere mit dem Körper in Berührung kommende kalte Substanzen Wärme durch Leitung, Strahlung und Wasserverdunstung ab.

Die relative Bedeutung dieser Momente zeigt unter verschiedenen Umständen grosse Verschiedenheiten. So ist die Menge des von der Haut abgegebenen Wasserdampfes sowohl von der Temperatur und dem Feuchtigkeitsgrad der umgebenden Luft, als auch von der im Körper stattfindenden Wärmebildung, die je nach der Art und Menge der Nahrung und der Grösse der Arbeit variiert, in hohem Grade abhängig. Es ist also nicht möglich, eine bestimmte Zahl für die Menge des von der Haut abgegebenen Wassers zu geben, und wir besitzen übrigens keine direkten Bestimmungen von dieser Quantität, denn bei allen aus 24stündigen Beobachtungen direkt oder durch Berechnung ermittelten

Werten für die 24stündige Wasserdampfabgabe hat man nur die Gesamtmenge und nicht ihre Verteilung auf die Atmung und die Haut berücksichtigen können.

Unter Benutzung der oben angeführten Zahl für die Wasserdampfabgabe bei der Atmung (450 g) können wir uns aber eine gewisse, wenn auch nur sehr unsichere Vorstellung von der Grösse der Wasserverdunstung seitens der Haut machen. Ich führe einige Beispiele an, bei welchen ich die betreffende Reduktion schon vorgenommen habe. Ein Hungerer gab am fünften Hungertage durch die Haut etwa 350 g Wasser ab; Wärmeverlust 188 WE; dasselbe Individuum schied bei reichlicher Kost 710 g Wasser durch die Haut ab; Wärmeverlust 381 WE, also doppelt so viel als im ersten Falle. — Eine andere Versuchsperson schied bei mittlerer Kost und Ruhe 480 g Wasser = 258 WE durch die Haut aus, bei derselben Kost und starker Arbeit (incl. des durch die verstärkte Atmung abgegebenen Wassers) etwa 1280 g = 686 WE.

Auch die Wärmeabgabe durch Leitung und Strahlung zeigt grosse Verschiedenheiten, welche von der Temperatur der umgebenden Luft und der im Körper stattfindenden Wärmebildung, sowie von der Bedeckung des Körpers abhängen. Die Wärmestrahlung, sowie die Wärmeleitung an der umgebenden Luft ist an entblössten Hautstellen beträchtlich grösser als an bekleideten. Nach Versuchen an bekleideten Hautstellen hat man die gesamte Wärmeabgabe durch Strahlung bei einem erwachsenen Manne zu etwa 700—800 WE berechnet, während sie nach Beobachtungen an entblössten Hautstellen auf etwa 1700—1800 WE geschätzt wird. Ähnliche Differenzen werden auch in Bezug auf den Wärmeverlust durch Leitung beobachtet.

§ 5. Der Schutz gegen Wärmeverlust.

Bei den homoiothermen Tieren halten sich Wärmebildung und Wärmeverlust im Gleichgewicht trotz sehr bedeutender Variationen in der Temperatur der umgebenden Luft. Dass dies bei der relativ so geringen Grösse der im Körper gebildeten Wärme möglich ist, beruht vor allem darauf, dass im Körper der warmblütigen Tiere Anordnungen getroffen sind, welche die Wärmeabgabe durch die Haut wesentlich beschränken.

Diese Anordnungen sind 1) das subkutane Fettgewebe und 2) die Haar- oder Federkleidung.

Wie wir schon gesehen haben, geschieht die Wärmebildung des Körpers vor allem in den Muskeln. Die dort entstandene Wärme kann aber nur sehr langsam von den Muskeln zu der sie bedeckenden Haut durch Leitung fortgepflanzt werden, weil das Fettgewebe einen sehr schlechten Wärmeleiter abgiebt. Ein 2 mm dickes Hautstück liess während 1 Minute 0.00248 WE (kleine) bei einer Temperaturdifferenz von 18.2° C. hindurch. Dieselbe Haut plus einer 2 mm dicken Fettschicht liess unter denselben Umständen nur 0.00123 kleine WE passieren. Bei geringerer Temperaturdifferenz an den beiden Seiten der Haut war der schützende Einfluss des Fettes noch grösser, so dass z. B. eine Fettschicht von 2 mm bei einer Temperaturdifferenz von 9° C. etwa 0.8 von der Wärmemenge, die von der Haut allein hindurchgelassen wäre, zurückhielt (Klug).

Das subkutane Fett muss also die direkte Wärmeabgabe von den Muskeln an die Haut in einem gewissen Grade herabsetzen.

Je dicker die Fettschicht ist, in einem um so höheren Grade ist die Haut von den darunterliegenden Muskeln thermisch isoliert, und eine desto geringere Bedeutung wird die direkte Wärmeleitung von den Muskeln auf die Temperatur der Haut haben können, und in einem um so höheren Grade wird diese von der Zufuhr von warmem Blut ab-

hängig sein. Dass die in den Muskeln gebildete Wärme bei nicht zu dickem Panniculus adiposus die Hauttemperatur direkt beeinflusst, geht daraus hervor, dass nach Entblössung eines Körperteils der Temperaturabfall der Haut um so beträchtlicher ist, je weniger mächtig die Muskellage ist oder wo dieselbe, wie über der Patella und dem Schienbeine, ganz fehlt.

Die grosse Bedeutung des subkutanen Fettes geht am schönsten aus der Thatsache hervor, dass die grossen, im Eismeer unter den Eisblöcken lebenden warmblütigen Tiere ihre Körpertemperatur konstant erhalten können, trotzdem dass sie in einem Medium leben, welches die Wärme etwa 20mal besser als die Luft leitet. Ihre ausserordentlich dicke Fettschicht isoliert die Muskeln und die inneren Organe, kurz den eigentlichen Körper, von der einer so starken Wärmeentziehung ausgesetzten Haut.

Bei diesen Tieren kann die etwaige Haar- bezw. Federbekleidung in Bezug auf die Wärmeabgabe nur einen sehr geringen oder gar keinen Einfluss ausüben, wenn das kalte, gut leitende Wasser in dieselbe hineindringt.

Bei den von der Luft umgebenen warmblütigen Tieren wird die Wärmeabgabe von der Haut durch die Haare und die Federn sehr beträchtlich reduciert, und dieselbe Rolle spielt bei dem Menschen die Kleidung, welche unserem nackten Körper ganz dasselbe leistet, wie die Haare und die Federn den anderen warmblütigen Tieren.

Die Luft ist an und für sich ein sehr schlechter Wärmeleiter, kann aber, wenn sie in Bewegung ist, grosse Wärmemengen fortleiten. Stellen wir uns nun einen nackten Menschen vor, der sich in einer Luft befindet, die kälter als die Haut ist. Die dem Körper zunächst befindliche Luftschicht wird von der warmen Haut erwärmt und also leichter. Sie steigt nach oben, und neue kalte Luft kommt hinzu, wird ihrerseits erwärmt, steigt nach oben, und so geht es unaufhörlich fort. Dank seiner Wärme ruft also der Körper eine ununterbrochene Luftströmung hervor, welche ihm grosse Wärmemengen entzieht.

Dieser starke Wechsel der umgebenden Luft wird durch die Kleidung, welcher Art sie auch sein mag, in einem sehr wesentlichen Grade beschränkt, indem sie nämlich für die freie Strömung der Luft an der Hautoberfläche ein grosses Hindernis bildet. Die in der Kleidung eingeschlossene Luft wird dadurch relativ stillstehend und bildet also, wegen ihres schlechten Wärmeleitungsvermögens, eine den ganzen bekleideten Körper umgebende wärme-isolierende Schicht. Hierbei kommt nicht allein die zwischen den Kleidern und der Haut, sowie die zwischen den verschiedenen Kleidungsstücken eingeschlossene Luft, sondern auch die Luft, welche in den Maschen der Kleidungsstoffe selbst enthalten ist, in Betracht. Denn an sich sind die Kleidungsstoffe wie die Haare und Federn viel bessere Wärmeleiter als die Luft. Die Grösse der solcherart den Körper umgebenden Luftschicht wird bei einem erwachsenen Mann und zwar bei vollständiger Kleidung (mit Ausnahme des Überziehers) auf etwa 20—30 Liter geschätzt (Rubner).

So wichtig die den Körper umgebende Luftschicht auch ist, darf sie doch nicht absolut stillstehen, sondern muss sich in stetiger, wenn auch sehr langsamer Bewegung befinden, denn sonst wird sie sehr schnell mit dem von der Haut abgegebenen Wasserdampf gesättigt, und es kann dann keine weitere Wasserdampfabgabe stattfinden, was bedeutende Beschwerden und unter Umständen (siehe unten) Störungen der Wärmeregulierung veranlasst.

Auch die Wärmeabgabe durch Strahlung wird durch die Kleidung beträchtlich herabgesetzt. Da die Kleidungsstoffe nur aus Substanzen bestehen, welche die strahlende Wärme nicht durchlassen, so absorbieren sie die von der Haut strahlende Wärme und werden dadurch selber erwärmt. Die strahlende Wärme der Haut verweilt infolgedessen länger in der Nähe unseres Körpers und trägt also dazu bei, die den Körper unmittelbar umgebende Luft zu erwärmen. Wenn wir das Bedürfnis fühlen, die Wärme noch langsamer aus der unmittelbaren Nähe des Körpers zu entlassen, so

decken wir über die Oberfläche unseres Kleides, von welcher die Wärme in die Luft ausstrahlt, abermals ein zweites Kleid, welches die von der Oberfläche der ersten ausstrahlende Wärme abermals auffängt und durch seine Masse hindurch nach der Oberfläche leitet. Auf diese Art wirkt ein Hemd, eine Weste, ein Rock u. s. w.

Die Wärme bleibt aber nicht in den Kleidern, sie geht nur schneller oder langsamer hindurch, und verweilt kürzer oder länger in der unsere Haut unmittelbar umgebenden und stets wechselnden Luftschicht. Wir verlieren die Wärme bei Winterkälte aus unseren richtig gewählten Kleidern ohne jede Empfindung von Frost, weil wir den Ort, wo sich die grosse Differenz zwischen unserer Körperwärme und der kalten Luft ausgleicht, von unserer Haut weg in ein lebloses Zeug verlegt haben: unsere Kleider werden kalt, sie frieren für uns (Pettenkofer).

Die Wärmestrahlung von der Haut wird endlich auch durch den in ihrer Nähe befindlichen Wasserdampf, der die Diathermanität der Luft bekanntlich herabsetzt, noch vermindert.

Infolge dieser Umstände ist die Temperatur der den Körper unmittelbar umgebenden Luft in der Regel etwas höher als 30° C. Die Haut selbst besitzt an den bekleideten Stellen eine Temperatur von etwa 34° C., an den nackten Stellen ist ihre Temperatur niedriger.

Wenn die warmblütigen Tiere auch bei einer sehr niedrigen äusseren Temperatur ihre Körpertemperatur konstant erhalten können, so verdanken sie dies vor allem ihrer Bekleidung. Dies geht zur vollen Evidenz daraus hervor, dass die Körpertemperatur eines Tieres mehr oder weniger herabsinkt, wenn es geschoren wird, sowie aus der Erfahrung, dass ein nackter ruhender Mensch nur dann seine Körpertemperatur auf der normalen Höhe erhalten kann, wenn die umgebende Temperatur wenigstens 27° C. beträgt (Senator).

Durch kalorimetrische Versuche hat Rubner die durch das Kleid bewirkte Ersparnis an Wärme in einigen Specialfällen bestimmt. Ein Meerschweinchen verlor normal im Mittel 3.37 WE durch Leitung und Strahlung pro Stunde; nach Scheerung betrug die stündliche Wärmeabgabe 4.19 WE, d. h. 33.3 Proc. mehr. Am Menschen betrug der Wärmeverlust des nackten Armes durch Leitung und Strahlung bei gewöhnlicher Zimmertemperatur etwa 30 Proc. mehr als der des bekleideten.

Jedoch ist die durch die Kleider erzielte Ersparnis thatsächlich geringer, denn die Abgabe von Wasserdampf ist, wegen der höheren Temperatur der umgebenden Luft, bei dem bekleideten Körper grösser als bei dem nackten. Bei Versuchen am nackten Unterarm und an der Hand hat man bei einer Lufttemperatur von 15—20° C. und bei sehr trockener Luft gefunden, dass etwa 20 Proc. des gesamten Wärmeverlustes der Haut durch Wasserdampfabgabe stattfindet. Bei dem nackten Arm betrug die Wasserabgabe 3.59 g und beim bekleideten 4.39 g — die Differenz ist 22 Proc. Unter Anwendung dieser Werte berechnet sich die Wärmeersparnis durch die Kleider folgendermassen:

Der gesamte Wärmeverlust der Haut	100
davon durch Leitung und Strahlung	80
und durch Wasserdampfabgabe	20
Durch die Kleider wird der Wärmeverlust mittelst Leitung und Strahlung um 30 Proc. vermindert, also auf	56
während der Wärmeverlust durch Wasserdampfabgabe um 22 Proc. vermehrt wird, also auf	24
Summa	80.

Die Ersparnis durch das Kleid beträgt demnach bei gewöhnlicher Zimmertemperatur etwa 20 Proc.

Wie der Mensch während der kälteren Jahreszeit durch dickere Kleider den Wärmeverlust möglichst zu beschränken sucht, so suchen die Tiere durch dickere Haar- bezw. Federbekleidung dem Einfluss der stärkeren Kälte entgegenzuwirken. Und dass diese dicke Bekleidung ihre Aufgabe in der That erfüllt, zeigt die Erfahrung, dass Polartiere sogar bei einer äusseren Temperatur von — 40° C. ihre normale Körpertemperatur beibehalten (Parry).

§ 6. Die Regulierung der Körpertemperatur.

Die bis jetzt besprochenen Umstände sind nur die notwendigen Bedingungen für das Konstantbleiben der Körpertemperatur, genügen aber an und für sich noch lange nicht, um dasselbe theoretisch zu erklären. Denn sowohl die Tiere als der Mensch werden unaufhörlich grösseren oder kleineren Variationen in der Temperatur des umgebenden Mediums ausgesetzt, ohne dass die Dicke der Kleidung oder des subkutanen Fettgewebes diesen Variationen entsprechend verändert wird, und dessenungeachtet behält der Körper seine Temperatur unverändert bei.

Die Gesamtheit aller derjenigen Vorgänge, durch welche dieses Konstantbleiben der Körpertemperatur erzielt wird, fasst man als die Wärmeregulierung des Körpers zusammen. Diese Vorgänge können in zwei Gruppen geteilt werden, je nachdem sie sich auf die Wärmebildung oder auf den Wärmeverlust beziehen.

a. Die Regulierung der Wärmebildung.

Bei den kaltblütigen Tieren hat man gefunden, dass die Wärmebildung bei verschieden hoher Aussentemperatur sich in derselben Richtung wie diese verändert, dass sie also um so grösser wird, je höher die äussere Temperatur ist, und umgekehrt.

Ganz anders bei den warmblütigen Tieren. Bei diesen wirkt die kältere Aussentemperatur als ein kräftiger Reiz auf die Kältenerven der Haut, und diese rufen unter Vermittlung des centralen Nervensystems einen stärkeren Stoffwechsel, d. h. eine stärkere Wärmebildung hervor.

Der Körper eines warmblütigen Tieres wehrt sich also durch eine energischere Wärmebildung gegen die Wärmeentziehung. Ist diese aber so stark, dass der Körper in diesem Kampfe besiegt wird, und wenn also seine Temperatur herabsinkt, so verhält sich das warmblütige Tier ganz wie ein poikilothermes, seine Temperatur steigt und sinkt mit der Aussentemperatur (Sanders-Ezn).

Die betreffende, stärkere Wärmebildung findet in den Muskeln statt. Wenn diese gelähmt sind, z. B. durch Vergiftung mit Curare, so tritt bei niederer Temperatur keine stärkere Wärmebildung auf, und das Tier verhält sich vollkommen wie ein kaltblütiges (Pflüger).

Die also von der äusseren Temperatur abhängigen Variationen der Wärmebildung sind, durch die Veränderungen der CO_2-Abgabe ausgedrückt, sehr erheblich. Bei einer Katze, die 6 Monate lang untersucht wurde, betrug die CO_2-Abgabe pro 6 Stunden bei 31° C. 12 g und stieg bei abnehmender Temperatur mit einigen übrigens nur unbedeutenden Schwankungen ziemlich regelmässig auf den Wert von 22 g bei —3° C. (Carl Theodor). Bei einem hungernden Meerschweinchen war die CO_2-Abgabe bei 0° C. 2.91 g pro kg und Stunde und sank bei zunehmender Lufttemperatur sehr regelmässig bis auf 1.32 bei 30° und 1.27 g bei 35° C. Bei dem gefütterten Meerschweinchen war die Abnahme der CO_2-Abgabe bei Erhöhung der Lufttemperatur von 0° auf 30° C. ebenfalls sehr regelmässig, und zwar fiel sie von 2.99 g CO_2 pro kg und Stunde bei 0° auf 1.43 bei 30° C. (Rubner). Bei gefüttertem und hungerndem Tiere ist also die CO_2-Abgabe bei 0° fast ebenso gross (die Differenz beträgt nur etwa 3 Proc.), bei 30° ist dagegen die CO_2-Abgabe des gefütterten Tieres 8.3 Proc. grösser als die des hungernden, was ohne Zweifel von der durch die Nahrungszufuhr bedingten Steigerung des Gesamtstoffwechsels (vgl. S. 95) verursacht ist.

Diese Veränderung der Wärmebildung bei Schwankungen der Lufttemperatur tritt besonders an kleinen Tieren, deren Körperoberfläche im Verhältnis zur Körpergrösse recht bedeutend ist, sehr schnell hervor. Bei Ratten hat Pembrey z. B. gefunden, dass die CO_2-Abgabe bei plötzlicher Veränderung der Lufttemperatur von 33.3° auf 17.5° C. innerhalb einer Minute um 60 Proc. und nach fünf Minuten um 75 Proc. angestiegen ist. Weniger schnell, aber jedenfalls sehr rasch nimmt die CO_2-Abgabe bei plötzlicher Steigerung der äusseren Temperatur ab; sie sank z. B. bei Zunahme derselben von 13° auf 30° C innerhalb fünf Minuten um 14 Proc.

Wie oben bemerkt, sind diese Veränderungen der Wärmebildung vor allem von entsprechenden Veränderungen im Stoffwechsel der Muskeln bedingt. Es fragt sich nun, inwiefern dieselben als reflektorisch oder willkürlich aufzufassen sind. Hierbei kommen natürlich diejenigen Bewegungen, die man absichtlich macht, wenn man friert, nicht in Betracht.

Es giebt Tiere, welche für Respirationsversuche speciell dressiert sind, und welche in der Respirationskammer die ganze Versuchsdauer hindurch ganz ruhig daliegen. Für solche Tiere hat man vielfach angenommen, dass die zuweilen mit staunenswerter Genauigkeit erfolgenden Variationen der CO_2-Abgabe bei Schwankungen der äusseren Temperatur ganz und gar auf reflektorischem Wege stattfinden, und zwar ohne dass die Muskeln sichtbare Bewegungen machen (Rubner). Bei anderen hierher gehörigen Versuchen hat man dagegen beobachtet, dass besonders bei grossen Temperaturschwankungen die Tiere bei warmer Lufttemperatur ganz ruhig sind, während sie sich mehr oder weniger lebhaft bewegen, wenn die Lufttemperatur herabgesetzt wird. Man könnte ja diese Bewegungen als reflektorische auffassen, es ist aber viel wahrscheinlicher, dass sie zum grossen Teil wenigstens von dem durch die Kälte bewirkten Unlustgefühl hervorgerufen und also wesentlich willkürlich sind.

Um diese Frage zu entscheiden, sind also Beobachtungen am Menschen dringend notwendig. Die ersten hierher gehörigen Versuche schienen ganz deutlich darzuthun, dass auch dann, wenn alle willkürlichen Bewegungen thunlichst ausgeschlossen waren, die CO_2-Abgabe in einer sehr gesetzmässigen Weise zunahm, wenn die Lufttemperatur erniedrigt wurde, und zwar betrug dieselbe pro 6 Stunden bei 16° C. 158 g und bei 4° C. 211 g — also eine Steigerung von etwa 33 Proc. Jedoch wird bemerkt, dass die Versuchsperson bei der niedrigen Temperatur stark fror und vor Frost zitterte (Voit). Fortgesetzte Untersuchungen dieses Gegenstandes an Personen, welche an genauere Beobachtung ihrer Körper-

zustände gewöhnt waren, haben nun ergeben, dass es auch bei starker Kältewirkung lange Zeit möglich ist, die Muskeln absolut ruhig zu halten. So lange tritt auch keine Steigerung der CO_2-Abgabe auf, und wenn sie erscheint, so geht sie mit subjektiv und objektiv fühlbaren Spannungen oder Zitterbewegungen einher (Loewy). Diese können jedoch trotz einer intensiven Abkühlung für eine Stunde wenigstens unterdrückt werden, wenn die Versuchsperson alles thut, um möglichst ruhig zu sitzen oder liegen — und in diesem Falle tritt keine Steigerung der CO_2-Abgabe zum Vorschein, selbst wenn die Körpertemperatur herabsinkt (Johansson).

Die unter dem Einfluss der Kälte stattfindende Zunahme der Wärmebildung ist also, beim Menschen wenigstens, immer von einer deutlich nachweisbaren, wenn auch an und für sich nicht grossen mechanischen Leistung der Muskeln begleitet. Sie ist ihrem Wesen nach wesentlich reflektorisch, kann jedoch für eine längere oder kürzere Zeit unterdrückt werden, bis der reflektorische Reiz bei länger dauernder Abkühlung schliesslich zu solcher Höhe anwächst, dass keine willkürliche Hemmung mehr möglich ist.

Unter gewöhnlichen Umständen haben wir keine Veranlassung, von dieser Hemmung Gebrauch zu machen, sondern unterstützen vielmehr die reflektorischen Wirkungen auf die Muskeln willkürlich, indem wir bei höherer Temperatur die Muskelbewegungen thunlichst vermeiden und bei einer niederen dem Unlustgefühl entsprechend verstärken.

Wir dürfen uns aber nicht vorstellen, dass die Wärmebildung bei zunehmender Temperatur des umgebenden Mediums stetig herabsinkt, so zweckmässig eine solche Anordnung auch wäre. Es hat sich im Gegenteil herausgestellt, dass die Wärmebildung bei einer gewissen mittleren Temperatur ihr Minimum hat, um von diesem sowohl bei sinkender als bei erhöhter Temperatur zuzunehmen. Die Lufttemperatur, welcher dieses Minimum entspricht, scheint nicht ganz konstant zu sein; in der Regel liegt sie wohl etwa zwischen 20 und 30° C.

Da sich die Körpertemperatur bei viel höherer äusserer Temperatur konstant erhält oder höchstens um einige Zehntelgrade ansteigt, ist die betreffende Zunahme der Wärmebildung nicht dadurch zu erklären, dass die Temperatur der Gewebsflüssigkeit erhöht worden wäre, sondern muss wohl als ein durch die Wärmenerven der Haut ausgelöster reflektorischer Vorgang aufgefasst werden. Die Steigerung des Stoffwechsels bei einer höheren Temperatur ist übrigens im Vergleich mit derjenigen bei einer Temperaturabnahme gering. Bei einem Menschen betrug die CO_2-Zunahme, wenn die Lufttemperatur von 16° auf 4° C., also um 12° erniedrigt wurde, 33 Proc., wenn sie von 16° auf 30° C., also um 14° C. erhöht wurde, nur 8 Proc. (Voit).

Endlich können wir die Wärmebildung im Körper durch die Nahrungsaufnahme beeinflussen, indem, wie oben bemerkt (Kap. IV), der Gesamtstoffwechsel bei reichlicher Zufuhr von Nahrung, besonders von Eiweiss, beträchtlich ansteigt, und in der That machen wir in den verschiedenen Jahreszeiten unreflektiert davon einen ausgedehnten Gebrauch.

b. Die Regulierung des Wärmeverlustes.

Wie wir oben gesehen haben, ist die Temperatur der Haut von der Blutzufuhr wesentlich abhängig: je grösser die Blutzufuhr, um so wärmer ist die Haut. Andererseits wird natürlich die Wärmeabgabe der Haut durch Leitung und Strahlung unter sonst gleichen Umständen um so grösser, je wärmer sie ist. Der Wärmeverlust durch Leitung und Strahlung kann sich also verschieden gestalten, je nachdem die Blutzufuhr zur Haut grösser oder geringer ist.

Nun stehen die Gefässe der Haut wie die übrigen Gefässe des Körpers unter dem Einfluss des vasomotorischen Nervensystems und werden nach den gerade stattfindenden Bedürfnissen der Wärmeregulierung von den Temperaturnerven der Haut reflektorisch verengert oder erweitert. Also werden sie bei niederer Lufttemperatur und wenn nicht die Wärmebildung im Körper z. B. wegen starker Muskelarbeit beträchtlich erhöht ist, verengert und bei höherer Temperatur erweitert.

Diese Veränderungen in der Blutzufuhr nach der Haut dienen auch in einer anderen und vielleicht noch wichtigeren Weise zur Regulierung des Wärmeverlustes. Bei seiner Strömung durch die Gefässe der Haut giebt das Blut natürlich Wärme von sich ab und kehrt abgekühlt zu den inneren Körperorganen wieder zurück. Wenn die Hautgefässe erweitert sind, so strömt durch sie eine grosse Blutmenge, und das Blut wird also mehr Wärme verlieren, als wenn die Hautgefässe verengt sind und die durch sie strömende Blutmenge eine geringe ist. Im letzten Falle werden die Gefässe der Baucheingeweide und, wie es nach den Untersuchungen von Wertheimer scheint, auch diejenigen der Muskeln, d. h. der wichtigsten wärmebildenden Organe, erweitert, während bei Erweiterung der Gefässe der Haut diejenigen der Baucheingeweide sich verengen.

Die Erfahrung bestätigt, dass sich der Mensch ohne Steigerung seiner Temperatur in einer Atmosphäre aufhalten kann, deren Temperatur sehr viel höher als die des Körpers ist, was um so mehr bemerkenswert erscheint, wenn wir bedenken, dass der Stoffwechsel und die Wärmebildung im Körper nie aufhören, wie hoch auch die umgebende Lufttemperatur sein mag. Diese Thatsache erhält, wie dies zuerst Benjamin Franklin bemerkt hat, ihre Deutung durch die Schweissabsonderung. Bei hoher Lufttemperatur werden die Schweissdrüsen von den Wärmenerven der Haut reflektorisch erregt, und da nun der abgesonderte Schweiss von der Haut verdampft, bindet er eine grosse Wärmemenge, die ihm vom Körper abgegeben wird. Hierdurch wird der Körper abgekühlt und behält seine Temperatur unverändert bei.

Nicht allein wenn die Lufttemperatur höher als die Körpertemperatur ist, sondern auch wenn sich die Temperatur der umgebenden Luft derjenigen des Körpers annähert, muss der Körper durch den Schweiss abgekühlt werden. Die Grösse der Schweissabsonderung ist aber nicht

allein von der Lufttemperatur, sondern auch von der zur Zeit im Körper gebildeten Wärme abhängig. Wenn die Wärmebildung infolge starker Muskelarbeit beträchtlich gesteigert ist, so schwitzt der Körper sogar bei einer Lufttemperatur unter 0° C. Nach einer reichlichen Mahlzeit tritt wegen der stärkeren Wärmebildung eine grössere Schweissabsonderung hervor, als wenn der Stoffwechsel wegen Nahrungsmangel herabgesetzt ist u. s. w.

Damit die Schweissabsonderung von irgend welcher Bedeutung sein mag, ist es selbstverständlich, dass die den Körper unmittelbar umgebende Luft nicht mit Wasserdampf gesättigt ist, und daher dürfen die Kleider in keinem Falle für Luft undurchdringlich sein. — Bei Tieren, welche nur wenig schwitzen, benutzt der Körper andere Mechanismen, um sich, wenn nötig, abzukühlen. Bei grosser Hitze wird also beim Hunde die Atmung äusserst beschleunigt, die Zunge hängt aus dem offenen Maul heraus, und die Schleimhaut der Zunge und des Respirationsapparates giebt reichlich Wasserdampf ab, der in ganz derselben Weise als die Schweissverdampfung den Körper abkühlt.

c. Die Centren der Wärmeregulierung.

Da die Wärmeregulierung, gleichgültig ob sie durch Veränderung des Stoffwechsels oder durch Variationen der Wärmeabgabe stattfindet, wesentlich einen sehr verwickelten reflektorischen Prozess darstellt, und da die dabei in erster Linie beteiligten speciellen Leistungen sonst vom Kopfmark beherrscht werden, ist es nicht unmöglich, dass das Centrum, welches alle diese Vorgänge zusammenknüpft, im Kopfmark liegt. Näheres darüber wissen wir zur Zeit aber noch nicht.

Allerdings hat man durch Verletzungen am Kopfmark, sowie an anderen Teilen des centralen Nervensystems Veränderungen in Bezug auf den Wärmehaushalt des Körpers beobachtet — diese sind aber in der Regel nicht derart, dass sie mit Bestimmtheit etwas über die Lage der wärmeregulierenden Centren sagen können. Denn angenommen, dass die Körpertemperatur durch irgend welche derartige Verletzung zunimmt und gleichzeitig krampfhafte Muskelbewegungen auftreten, so genügen diese an und für sich, um die erhöhte Körpertemperatur zu erklären, ohne dass wir genötigt sind, in den betreffenden Teil des Nervensystems ein Wärmecentrum zu verlegen. Und umgekehrt, wenn die Verletzung einen Abfall der Körpertemperatur erzeugt und dabei entweder die Skelettmuskeln oder die Gefässmuskeln gelähmt werden, so können wir dadurch die Erscheinung vollkommen erklären, und sie bezeugt nichts in Bezug auf ein etwaiges Wärmecentrum.

Unter den vielen, nach verschiedenen Stellen des centralen Nervensystems verlegten sogen. Wärmecentren, die aufgestellt worden sind, scheint nur ein einziges ziemlich sicher festgestellt zu sein. Wenn man nämlich eine feine Nadel in der Richtung von oben nach unten in das Gehirn einführt und zwar so, dass der mediale Rand des Streifenhügels davon getroffen wird, so zeigt sich eine Zunahme der Temperatur in der Haut, in den Muskeln und im Rectum, eine Steigerung des Gesamtstoffwechsels sowie der kalorimetrisch bestimmten Wärmeabgabe (Aronsohn & Sachs, Richet). Die Temperatursteigerung beträgt über 2° C., die Zunahme des Stoffwechsels und der Wärmeabgabe etwa 20 Proc. Die Wirkung tritt etwa 24—73 Stunden nach dem Einstich ein, wenn die Nadel nicht bis zur Basis cranii dringt, erscheint aber, wenn dies der Fall ist, schon nach 2—7 Stunden. Dass der Einstich durch Reizung und nicht durch Zerstörung der betreffenden Hirnteile wirkt, ergeben die Resultate der elektrischen Reizung derselben mit feinen bis auf die Spitzen isolierten Elektroden.

Welche Bedeutung diesen und anderen von verschiedenen Autoren aufgestellten „Wärmecentren" zuzuschreiben ist, darüber können wir vorläufig keine bestimmte Ansicht aufstellen.

Endlich ist zu erwähnen, dass das Vermögen, die Körpertemperatur konstant zu erhalten, bei gewissen Tierarten und darunter dem Menschen sogleich nach der Geburt noch nicht vollständig entwickelt ist. Bei solchen warmblütigen Tieren, deren centrales Nervensystem, wie z. B. beim Meerschweinchen und Huhn, schon bei der Geburt gut entwickelt ist, sind die wärmeregulierenden Mechanismen auch zu dieser Zeit völlig leistungsfähig. Solche Warmblüter dagegen, welche, wie die Ratten, Tauben u. s. w., nackt, blind und hilflos geboren werden, verhalten sich während der ersten Lebenstage ganz wie kaltblütige Tiere und erreichen erst im Laufe der zweiten Woche das Vermögen, ihre Körpertemperatur in genügender Weise zu regulieren. Auch das neugeborene Kind hat noch nicht die volle Fähigkeit der Wärmeregulation erhalten. Es ist wahrscheinlich, dass diese postembryonale Entwicklung des regulatorischen Vermögens mit der zu gleicher Zeit er folgenden Entwicklung des neuromuskularen Apparates eng zusammenhängt.

Druck von Fischer & Wittig in Leipzig.

QP34 T44
v.1
Tigerstedt